АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 63

6

ИЮНЬ

ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1978

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*

Корректоры *Л. М. Бова* и *Г. И. Суворова*
Сдано в набор 06.03.78. Подписано к печати 18.05.78. М-20471. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$. Бумага № 2.
Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $9^1/_2 + 4$ вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 14 усл. печ. л.
Уч.-изд. л. 15.72. Тираж 2818. Тип. зак. 200.
Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

1-я типография издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 561.581.9 (478.9)

А. Г. Штефырца

К ПОЗНАНИЮ ПОНТИЧЕСКОЙ ФЛОРЫ МОЛДАВИИ

A. G. STEPHYRTZA. CONTRIBUTION TO THE PONTIAN FLORA OF MOLDAVIA

Детальное исследование первой находки отпечатков листьев из понта Молдавии позволило выявить 18 видов, свидетельствующих о том, что понтическая флора Молдавии являлась продолжением ее сарматской флоры и в понте леса были развиты не только по долинам, но покрывали и водоразделы. Описаны и изображены 18 видов.

Первая находка ископаемых остатков листьев в понтических отложениях Молдавии была сделана в 1972 г. во время рекогносцировочных палеоботанических обследований юга Молдавии, проводившихся А. Г. Негру с участием автора и С. И. Маника. В обнажении правого склона речки Б. Салчии у с. Московей Кагульского р-на было собрано 59 образцов с отпечатками листьев. Образцы взяты из слоя мощностью до 30 см, залегавшего в отложениях, датированных фауной моллюсков нижним понтом (Негру, 1976).

Негру провел первичное исследование собранного материала и определил из него *Ulmus* sp., *Zelkova* sp., *Castanea* sp., *Carpinus* cf. *betulus* L., *Carpinus* sp., *Alnus* sp., *Corylus* sp., *Pterocarya* sp., *Populus* sp., *Acer* sp., *Ptelea* sp. (Негру, 1976), затем он передал коллекцию автору для детального исследования за исключением оберток *Carpinus* cf. *betulus* и *Ptelea* sp.

Слой, содержащий растительные остатки в виде отпечатков листьев, представлен зеленовато-желтыми песчанистыми глинами. Отпечатки большей частью повреждены при сборе из-за рыхлости включающей их породы. В 59 образцах из 44 исследованных определено 36 отпечатков, остальные 15 образцов содержат неопределимые фрагменты.

В исследуемой флоре удалось выявить 13 родов:[1] *Parrotia*, *Ulmus*, *Zelkova*, **Quercus*, *Alnus*, **Betula*, *Carpinus*, *Corylus*, *Populus*, **Salix*, **Tilia*, *Acer*, **Aesculus* и 18 видов: *Parrotia pristina* (Ettingsh.) Stur — 1 отпечаток, *Ulmus carpinoides* Goepp. — 6, *U. laciniata* Goepp. — 1, *U. longifolia* Ung. — 2, *Zelkova zelkovifolia* (Ung.) Bůžek et Kotlaba — 5, *Quercus kubinyi* (Kov.) Czecz. — 5, *Alnus cecropiaefolia* (Ettingsh.) Berger — 2, *Betula macrophylla* (Goepp.) Heer — 2, *Carpinus grandis* Ung. — 1, *Corylus protocolchica* Kolak. — 1, *Populus canescens* Sm., *pliocenica* Rerolle — 2, *Salix varians* Goepp. — 1, *Tilia* sp. — 1, *Acer ilnicense* Iljinskaja — 1, *Acer* sp. cf. *A. subcampestre* Goepp. — 1, *Acer* aff. *A. tataricum* L. — 1, *Acer* sp. cf. *A. trilobatum* (Sternb.) A. Br. — 2, *Aesculus* aff. *A. parviflora* Walt. — 1.

Отпечатки, определенные Негру как *Castanea* sp. и *Pterocarya* sp., принадлежат, как нам удалось выяснить, соответственно *Quercus kubinyi* и *Aesculus* aff. *A. parviflora*.

Из современных видов, близких к видам флоры Московея, 5 распространены в европейской части СССР (*Ulmus carpinifolia* Rupp. ex G. Suckow, *U. laevis* Pall., *U. glabra* Huds., *Carpinus betulus* L., *Populus cane-*

---

[1] Звездочкой отмечены роды, не определенные А. Г. Негру.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1978 г.

scens (Ait.) Smith), 2 вида — на Кавказе (*Parrotia persica* (DC.) C. A. Mey., *Corylus colchica* Albov), 4 вида — в Восточной Азии (*Quercus acutissima* Carruth., *Q. serrata* Thunb., *Alnus pringlei* Fernald, *Acer thomsonii* Miq.) и 2 вида произрастают в Северной Америке (*Betula lenta* L. и *Aesculus parviflora* Walt.).

Из 18 видов флоры Московея только *Parrotia pristina* и *Quercus kubinyi* не встречаются в пойменных долинных лесах и надежно свидетельствуют о том, что в раннем понте Молдавии леса были развиты не только по долинам рек, но покрывали и водоразделы. Как по водоразделам, так и в долинах рек могли произрастать виды *Ulmus*, *Zelkova*, *Alnus*, *Carpinus*, *Tilia*, *Acer*, *Corylus*, *Aesculus* и только по долинам росли *Populus* и *Salix*. Флора Московея является естественным продолжением сарматских флор, хотя и отделена от них значительным периодом времени. Из сарматских флор к ней ближе среднесарматская флора Гидигича; их объединяет отсутствие хвойных и наличие долинных лесов. Отсутствие хвойных в исследованной флоре, возможно, является следствием особенностей седиментации и не может расцениваться как доказательство отсутствия их в раннем понте Молдавии. Так, в нижнесарматской флоре Наславчи отсутствуют хвойные, тогда как в одновозрастной ей флоре Бурсука наблюдается разнообразие хвойных (Штефырца, 1972).

Исследованная флора Московея дополнила видовой состав ископаемой флоры Молдавии 8 видами: *Quercus kubinyi*, *Alnus cecropiaefolia*, *Betula macrophylla*, *Corylus protocolchica*, *Populus canescens-pliocenica*, *Acer ilnicense*, *Acer* aff. *A. tataricum*, *Aesculus* aff. *A. parviflora*, из них 2 вида впервые приводятся для территории СССР (*Populus canescens* Sm., *pliocenica* Rerolle и *Aesculus* aff. *A. parviflora* Walt.).

Фотографии отпечатков листьев выполнены старшим лаборантом лаборатории флоры и геоботаники С. И. Маником, а рисунки — автором по методике И. А. Ильинской (1964). В процессе определения использовали литературу лаборатории палеоботаники и гербарный материал Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Описываемая коллекция хранится в Ботаническом саду АН МССР под № 9Л. Автор выражает глубокую благодарность И. А. Ильинской за помощь в работе над материалом. Ниже приводим описание ископаемого материала.

Parrotia pristina **(Ettingsh.) Stur** (рис. 1, *1*)

1867. *Parrotia pristina* (Ettingsh.) Stur, Fl. d. Süswasserquarze, p. 192, t. 5, fig. 2, 3.

1851. *Styrax pristinum* Ettingshausen, Foss. Fl. v. Wien, p. 1, t. 3, fig. 9.

Исследованные экземпляры: 18а.

Сохранился неполный отпечаток ромбического листа, 2.7 см дл. и 2.3 см шир. (наибольшая ширина около середины листа). Основание листа клиновидное, слегка асимметричное. Верхушка не сохранилась. Край пластинки до середины цельный, выше — с низкими тупыми или слегка заостренными зубцами. Главная жилка тонкая, слегка извилистая. Вторичные жилки в числе четырех, очередные, прямые или слегка изогнутые, отходят от главной под углом около 50°. Третичные жилки тонкие, но отчетливые, образуют перпендикулярные сегменты к вторичным жилкам.

Лист по общей форме, по форме жилкования и края близок к таковым, описанным нами из нижнего сармата Бурсука (Штефырца, 1974). На территории Молдавии данный вид встречен в нижнесарматских флорах Наславчи и Бурсука, а также в среднем сармате Гидигича.

Ulmus carpinoides Goepp. (рис. 1, *2*, *3*)

1855. Goeppert, Fl. v. Schossnitz, p. 28, t. XIII, fig. 4—8; t. XIV, fig. 1.

Исследованные экземпляры: 12, 26, 28 с противоотпечатком 28А, 29, 38, 46.

Все шесть остатков листьев вида неполные, однако по уцелевшим фрагментам вполне можно судить об этом виде. Листья яйцевидные или удлиненно-яйцевидные; самый крупный лист (отп. 26) достигает 6.7 см дл. и 4 см шир. Основание слегка асимметричное, округлое. Верхушка постепенно суживающаяся, по-видимому, была острая; сохранилась почти полностью (без кончика) только на отп. 26. Край листа уцелел на небольших участках: на отп. 26 в нижней левой половине, на отп. 12 — в средней части левой половины и на отп. 28 — в нижней левой половине пластинки. Зубцы небольшие, более крупные имеют 2—3 мелких зубчика, к которым идут ответвления от вторичных жилок. Главная жилка прямая или слегка изогнутая, утончается по мере приближения к верхушке. Вторичные жилки тонкие, сохранились в числе 11—14, очередные, прямые, у самого края вверх загибающиеся, ответвляются от главной жилки под углом 55—60 (нижние) и 30° (верхние). Иногда вторичные жилки вильчато-разветвленные или же с изогнутыми ответвлениями вблизи края. Третичные жилки очень тонкие, отходят от вторичных почти под прямым углом, извилистые, некоторые разветвляются. Жилки следующего порядка образуют плотную сеть многоугольников разной формы и величины. На некоторых отпечатках сохранился остаток черешка 0.3—0.6 см дл.

Листья из Московея отличаются от типового материала этого вида лишь более выраженной асимметрией. Форма, асимметрия листовой пластинки, зубчатость и жилкование описываемых листьев близки к листьям из сарматских местонахождений Молдавии, а также к листьям этого вида из плиоцена Закарпатья (Ильинская, 1968). Т. А. Якубовская указывает на близкое родство *Ulmus carpinoides* с современными видами *U. carpinifolia* Rupp. ex G. Suckow и *U. laevis* Pall., распространенными и в Молдавии.

Ulmus laciniata Goepp. (рис. 1, *4*)

1855. Goeppert, Fl. v. Schossnitz, p. 30, t. XIII, fig. 13.

Исследованные экземпляры: 34.

В коллекции сохранился единственный отпечаток листа, который по характеру ветвлений вторичных жилок сильно отличается от других видов *Ulmus*. Лист неполный, без основания и верхушки, в очертании яйцевидный, 4.8 см дл. с наибольшей шириной в нижней части — 3.8 см. Главная жилка в основании несколько толще, чем в верхней части, слегка изогнутая. Вторичные жилки тонкие, очередные, в числе 12, нижние отходят от главной под углом 60—80, а верхние — 45—50°, сначала прямые, затем дугообразно изгибающиеся, вильчато или дваждывильчато-разветвленные (особенно нижние). Третичные жилки не сохранились.

Описываемый лист по характеру ветвлений вторичных жилок близок к таковому, описанному Геппертом из Сосницы. Из современных видов к нему близок *U. glabra* Huds., встречающийся в европейской части СССР, в Крыму, на Кавказе и в Молдавии.

Ulmus longifolia Ung. (рис. 1, *5*—*7*)

1847. Unger, Chl. prot., p. 101, t. XXVI, fig. 5

Исследованные экземпляры: 8 с противоотпечатком 8А, 27.

Листья удлиненно-овальные; крупный лист (отп. 27) имеет 6.6 см дл. и 3 см шир., маленький — 3.1 см дл. и 1.5 см шир. Наибольшая ширина листьев в нижней части. Основание малень-

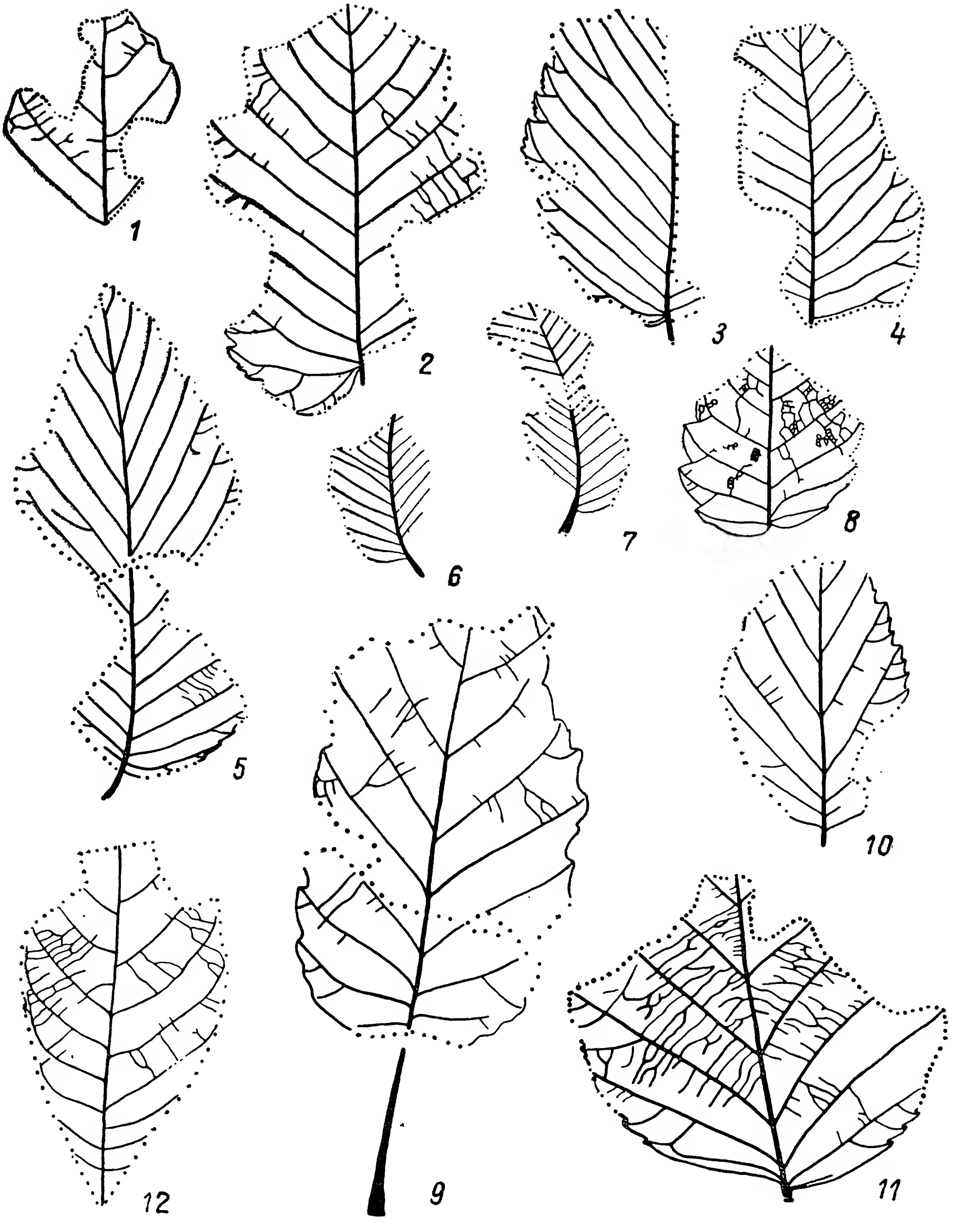


Рис. 1.

1 — *Parrotia pristina*, отп. 18а; *2*, *3* — *Ulmus carpinoides*: *2* — отп. 12, *3* — отп. 28; *4* — *Ulmus laciniata*, отп. 34; *5—7* — *Ulmus longifolia*: *5* — отп. 27, *6* — отп. 8, *7* — его противоотпечаток; *8* — *Zelkova zelkovifolia*, отп. 18; *9* — *Betula macrophylla*, отп. 37; *10* — *Carpinus grandis*, отп. 32; *11* — *Corylus protocolchica*, отп. 14; *12* — *Aesculus* aff. *A. parviflora*, отп. 19.
1—11 — нат. вел.

кого листа сильно неравнобокое и косое: одна сторона пластинки клиновидная, а другая округлая, у другого листа основание округло-клиновидное. Верхушка не сохранилась. Край зубчатый, зубцы узкие и острые, прижатые, сохранились в нижней правой части крупного листа. Главная жилка резко выражена, слегка изогнутая, утончается по мере приближения к кончику. Вторичные жилки тонкие, очередные, в числе 12—17, параллельные друг другу, сначала прямые, затем у края загибающиеся, нижние отходят от главной под углом 50—60, верхние — 35°. Некоторые вторичные жилки вблизи края дают кнаружи по одной или две веточки. Третичные жилки просматриваются местами; они тонкие, частые, распо-

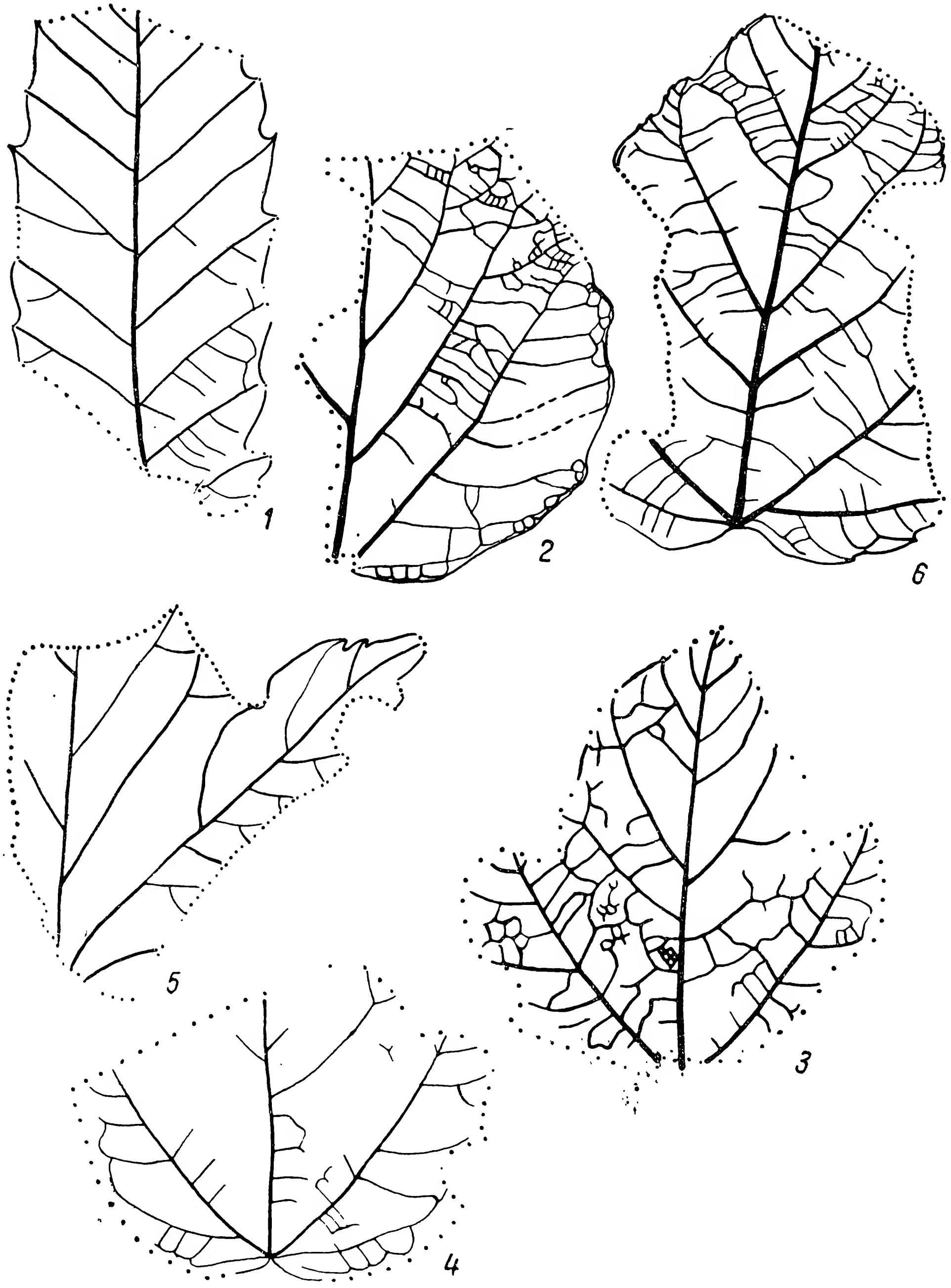


Рис. 2.

1 — *Quercus kubinyi*, отп. 3; *2* — *Populus canescens*, *pliocenica*, отп. 43; *3*, *4* — *Acer ilnicense*: *3* — отп. 2, *4* — его противоотпечаток; *5* — *Acer* sp. cf. *A. subcampestre*, отп. 30; *6* — *Acer* aff. *A. tataricum*, отп. 17.
1—6 — нат. вел.

ложены косо по отношению ко вторичным. Сохранились остатки черешка у обоих листьев, имеющие 0.3—0.5 см дл.

Листья по форме, основанию и характеру вторичных жилок близки к листьям *U. longifolia*, описанным в палеоботанической литературе. Рейманн считает, что к *U. longifolia* близки такие современные виды, как *U. americana* Willd. и *U. alata* Michx., произрастающие в приатлантических штатах Сев. Америки.

На территории Молдавии этот вид известен из среднего сармата Липкан (Криштофович, 1912) и Гидигича (Якубовская, 1955).

Zelkova zelkovifolia (Ung.) **Bůžek et Kotlaba** (рис. 1, *8*)

1963. *Zelkova zelkovifolia* (Ung.) Bužek et Kotlaba. Kotlaba, Tertiary plants from three new localities in Southern Slovakia, p. 59, t. III, fig. 7—9.

Исследованные экземпляры: 9, 16, 18, 31, 36.

Вид представлен неполными отпечатками пяти характерных листьев. Листья яйцевидные или эллиптические, вероятная длина 3—4.5 см (сохранилась часть длиной 2.2—3.5 см), ширина — 1.5 см; наиболее широкий лист достигает 2.5 см. Основание слегка неравнобокое, округлосердцевидное. Верхушки листьев не сохранились. Зубцы крупные, простые, с выпуклыми сторонами, реже верхняя сторона почти прямая. Главная жилка резко выражена, прямая или слегка изогнутая. Вторичные жилки тонкие, в числе 5—8, очередные, иногда две-три пары супротивные, прямые или слегка дуговидные. Они ответвляются от главной под углом 45—65°, краспедодромные, от них также идут ответвления в выемку между зубцами. Третичные жилки отходят почти под прямым углом, обычно в своей средней части вильчато разветвляются. Жилки следующего порядка образуют ячеистую сеть; ячейки неправильной квадратной или многоугольной формы. На отп. 31 сохранился черешок 0.3 см дл.

Листья дзельквы формой, характером жилкования и края очень близки к таковым, описанным нами из нижнего сармата Бурсука. *Zelkova zelkovifolia* близок к современному виду *Z. carpinifolia* (Pall.) Dipp., произрастающему в Закавказье (Карабах, Ленкорань) и Иране. Его экологическая характеристика подробно дана в работе Штефырца (1974).

На территории Молдавии *Zelkova zelkovifolia*, кроме нижнего сармата Наславичи и Бурсука, был обнаружен ранее в среднесарматских отложениях Липкан (Криштофович, 1912).

Quercus kubinyi (Kov.) **Czecz.** (рис. 2, *1*; рис. 3, *1*, *4* — вклейка)

1951. *Quercus kubinyi* (Kov.) Czecz., Srodkowo-mioceńska flora Zalesiec kolo Wiśniowca, t. V, fig. 1—8, 10—15.

1856. *Castanea kubinyi* Kovats, Fl. v. Erdobenye, p. 178, t. III, fig. 1—4, 7.

Исследованные экземпляры: 3, 4 с противоотпечатком 4А, 10, 13, 41 с противоотпечатком 41А.

Вид представлен пятью неполными отпечатками. У двух из них (отп. 3 и 41) сохранилось более 2/3 листовой пластинки, а остальные — фрагменты разных частей листьев. Листья по форме продолговато-ланцетные, пластинка листа к верхушке постепенно сужается. Лист на отп. 3 (без верхней и нижней части) имеет 7.5 см дл. и 3.5 см шир.; другой лист (отп. 41) с поврежденной верхушкой и без нижней части листа достигает 6.7 см дл. и 3.9 см шир., наибольшая ширина обоих листьев — в нижней части. Основание не сохранилось. Верхушка наиболее полно выражена на отп. 4; она, очевидно, оттянутая, заостренная. Край зубчатый, зубцы узкие, треугольные с насаженным щетиновидным острием. Вторичные жилки сохранились в числе 8—10; они тонкие, прямые, супротивные или очередные, отходят от главной под углом 40—50°. На левой половине листа (отп. 3) третья жилка снизу на расстоянии 0.4 см от главной разветвляется. Третичные жилки тонкие, частые (8—9 на 1 см) несколько косо расположенные, в средней части вильчато-разветвленные.

Листья дуба из Московея вполне соответствуют описанию и изображению листьев типового материала. Из современных видов ближайшим к *Q. kubinyi*, как отметил А. А. Колаковский (1964), является китайский вид *Q. acutissima* Carruth. и близкий к нему японский вид *Q. serrata* Thunb. В ископаемом состоянии на территории Молдавии этот вид встречен в нижнесарматских отложениях в районе Каменки (Андреев, 1960).

Alnus cecropiaefolia (Ettingsh.) Berger (рис. 3, *2*)

1955. Berger, Fl. d. Laaerberges, S. 87, Abb. 30.

1969. Knobloch, Tert. fl. v. Mähren, S. 76, Abb. 167—178, Taf. XXI, 5; XXV, 1, 5; XXX, 1—3; XXXI, 3—5; XXXII, 1—2, 4; XXXIII, 1, 2; XXXIV, 4, 5; XXXV, 1, 2, 9; XXXVI, 1; LIX, 1; LXX, 7; LXXII, 5.

Исследованные экземпляры: 1 с противоотпечатком 1А, 1Б.

Вид представлен двумя неполными отпечатками крупных широкоовальных листьев. Один из них (отп. 1) имел, вероятно, около 10 см дл. и 8 см шир. (сохранилось 7.5×6.2 см). Основание сохранилось не полностью, по-видимому, было слегка сердцевидное. Верхушки листа нет. Зубчики также сохранились не полностью на небольшом участке. Они короткие, треугольные. Главная жилка прямая, 0.1 см толщины в основании. Вторичные жилки (вероятно, их было около 12) сохранились в числе 8: нижние почти супротивные и ответвляются от главной под углом 60—80°, верхние попарно-сближенные, ответвляются под углом 40—45°; они прямые, в краевой части листа веерообразно расходящиеся, а нижние ветвящиеся. Третичные жилки сохранились местами, они чуть тоньше вторичных, частые, слегка угловато-изогнутые, перпендикулярны вторичным. Второй отпечаток представляет собой среднюю часть правой половины листа, на которой сохранились главная и 5 вторичных жилок. Местами видны третичные жилки.

Эти листья по форме и жилкованию близки к таковым, описанным Бергером и Кноблохом в цитированных выше работах: *A. cecropiaefolia* близок к современному мексиканскому виду *A. pringlei* Fernald.; встречается в ископаемом состоянии в Венгрии, Румынии, Чехословакии. Для Молдавии приводится впервые.

Betula macrophylla (Goepp.) Heer (рис. 1, *9*)

1868. Heer, Miocene Fl. v. Jsland, p. 146, t. XXV, fig. 11—19.

1855. *Alnus macrophylla* Goeppert, Fl. v. Schossnitz, p. 12, t. IV, fig. 6; t. V, fig. 1.

Исследованные экземпляры: 37 с противоотпечатком 37А, 40.

Вид представлен двумя неполными отпечатками листьев. Листья небольшие, вероятная длина более крупного листа 7.5 (сохранилось 6.2 см), а ширина 3.6 см, наибольшая около середины пластинки. Основание слегка сердцевидное. Край двоякозубчатый, крупные зубцы слегка закругленные, мелкие зубчики острые. Вторичные жилки сохранились в количестве 5—8 пар, вероятно, их было не более 12; они прямые, очередные, верхние отходят под углом 40—45°, нижние — под бо́льшим углом. Жилки первой пары слегка дуговидные, отходят от главной почти под прямым углом и дают книзу 2—3 ответвления, ниже этой пары имеется еще пара недоразвитых коротких жилок, которые слегка отогнуты вниз. Третичные жилки сохранились местами, тонкие, отходят перпендикулярно к вторичным и в средней части интервала анастомозируют друг с другом. Сохранился полностью черешок 2.5 см дл., в основании он имеет толщину 0.3 см.

Эти листья по общей форме листа, по форме основания и характеру зубчатости очень сходны с таковыми, описанными из Закарпатья (Ильинская, 1968). *Betula macrophylla* близок к современному североамериканскому виду *B. lenta* L. Он распространен в атлантической Северной Америке от Ньюфаундленда на запад до Великих озер и на юг по Аллеганским горам до Флориды. Предпочитает глубокие, влажные, но хорошо дренированные почвы, но встречается и на сухих, а иногда на скалистых местах, где его корни обрастают валуны и выступы скал. Встречается вместе с кленами, дубами, буком и железным тополем (Замятин, 1951).

Carpinus grandis Ung. (рис. 1, *10*)

1852. Unger, Iconographia, p. 39, t. XX, fig. 4, 5.

Исследованные экземпляры: 32.

В коллекции данный вид представлен неполным отпечатком яйцевидного листа, имеющего около 4.7 см дл. (длина сохранившейся части 3.5 см) и 2.2 см шир. Основание округло-клиновидное. Верхушка не сохранилась. Край неравномерно пильчатый, сохранился на правой половине верхней части листа. Главная жилка в нижней части слегка изогнута, затем прямая. Вторичные жилки тонкие, прямые, краспедодромные, нижние супротивные, верхние очередные, ответвляются от главной под углом 40—45°, некоторые из них дают у края прямые ответвления. Третичные жилки очень тонкие, сохранились местами. Сохранилась часть черешка 0.3 см дл.

Carpinus grandis близок к современному широко распространенному европейскому виду *C. betulus* L. На территории Молдавии данный вид встречен в нижнем сармате Наславчи (Якубовская, 1955) и Бурсука (Штефырца, 1974), в среднем сармате Гидигича (Якубовская, 1955) и мэотисе Ниспорены (Barbu, 1934).

Corylus protocolchica Kolak. (рис. 1. *11*)

1957. А. А. Колаковский, Первое дополнение к кодорской плиоценовой флоре, с. 254, табл. VII, рис. 7.

1964. Колаковский, Плиоценовая флора Кодора, с. 66, табл. XX, фиг. 1.

Исследованные экземпляры: 14.

Сохранился фрагмент широкояйцевидного листа 4.3 см дл. и 4.7 см шир., при основании неравнобокий. Край сохранился плохо, пара острых зубчиков видна на правой нижней половине листа, первый зубец начинается на расстоянии 1.4 см от основания. Вторичные жилки сохранились в числе 6 пар, супротивные, верхние ответвляются от главной под углом 40—45°, а самая нижняя жилка с правой нижней стороны листа образует угол в 65°, жилки прямые или слегка отогнутые, близ края дают ответвления в зубчики. Третичные жилки частые, четкие, прямые, более или менее параллельные при наличии расходящихся вторичных жилок, перпендикулярны одной из них и подходят к следующей вторичной жилке под углом 70°. Между третичными жилками видны ячейки прямоугольной или многоугольной формы, образованные жилками следующего порядка.

Этот лист неравнобоким основанием и характером жилкования близок к таковому, описанному Колаковским (1964) из плиоцена Кодора. Колаковский сравнивает *Corylus protocolchica* с современным кавказским *C. colchica* Albov, распространенным в Колхиде. Для Молдавии приводится впервые.

Populus canescens Sm., *pliocenica* Rerolle (рис. 2, *2*)

1884. Rerolle, Etudes sur les végétaux fossiles de Cerdagne, p. 278, t. IX, fig. 9.

Исследованные экземпляры: 33, 43 с противоотпечатком 43А.

Лист с противоотпечатком представляет собой лишь правую часть листовой пластинки без верхней части. В очертании лист, по-видимому, яйцевидно-овальный, имеющий около 7 см дл. (сохранилось 6.2 см). Основание листа округлое, у черешка слабовыемчатое. Край крупнозубчато-выемчатый с притупленными зубцами, в основании слегка волнистый. Сохранились всего три зубца, они начинаются высоко от основания, неравные по величине, широкие, с закругленной верхушкой. Главная жилка мощная, слегка извилистая. Вторичные жилки сохранились в числе четырех. Нижняя вторичная жилка образует с главной угол в 38°, значительно тоньше главной, слегка изогнутая, поднимается выше середины листа и соединяется у края петлевидно со следующей вторичной жилкой. От нее отходят кнаружи многочисленные ответвления (около 10), петлевидно соединяющиеся друг с другом и дающие в то же время веточки в зубцы или образующие более мелкие петли вдоль края. Следующие три вторичные жилки образуют с главной угол в 45°, вначале прямые, затем слегка дуговидные, у края ветвящиеся. Третичные жилки тонкие, почти перпендикулярны вторичным, изогнутые, ветвящиеся. Жилки следующего порядка образуют мелкую ячеистую сеть. Второй отпечаток представляет собой верхнюю часть листа с острой верхушкой, заканчивающейся небольшим зубчиком, с жилкованием, ничем не отличающимся от первого.

Исследованные отпечатки отличаются от голотипа *P. canescens* Sm., *pliocenica* только несколько меньшей величиной. Описываемые отпечатки листьев по форме листовой пластинки, типом жилкования и характером зубчатости очень сходны с листьями современного *Populus canescens* Sm., который распространен в европейской части СССР, Крыму, Кавказе, Малой Азии, где растет в поймах рек.

Salix variens **Goepp.** (рис. 3, *5*)

1855. Goeppert, Fl. foss. v. Schossnitz, p. 26, t. XX, fig. 1.

Исследованные экземпляры: 22.

Сохранился небольшой лист (без основания и верхушки) продолговато-ланцетной формы. Вероятная длина листа около 4 см (сохранилось 3.1 см) и 1 см шир., наибольшая ширина листа выше середины, откуда лист постепенно суживается к основанию. Край зубчатый, зубцы мелкие, слегка округлые, сохранились только на левой стороне пластинки выше середины. От главной жилки под углом 50° отходят дуговидные вторичные жилки (сохранилось 10 пар), изгибающиеся у края вверх. Третичные жилки не сохранились.

Описываемый лист по форме, зубчатости и характеру жилкования сходен с типом вида, однако он более мелкий. Такие мелкие листья для данного вида отмечены Колаковским в понтической флоре Кодора. Лист из понта Московея наиболее близок к современному *S. alba* L., распространенному в Западной Европе, СССР, Малой Азии, Иране, Гималаях и в Китае. В диком виде растет по берегам рек, ручьев, на плавнях, в поймах (Соколов, 1951). На территории Молдавии данный вид приводится Якубовской (1955) из среднего сармата Гидигича и Криштофовичем (1915) из сармата Гангур.

Tilia **sp.** (рис. 3, *6*)

Исследованные экземпляры: 11 с противоотпечатком 11А.

Сохранилась верхняя часть прицветника 1.9 см дл. и 1.4 см шир. Верхушка слегка закругленная. Край цельный. Главная жилка утончается по мере приближения к верхушке, в верхней части изогнутая. Вторичные жилки сохранились в числе четырех, они чуть тоньше главной, дихотомирующие и петлевидно соединяющиеся друг с другом. Жилки следующего порядка образуют мелкую сеть многоугольников разной формы и величины и заполняют пространство между вторичными жилками и вдоль края. Благодаря характерному жилкованию нет сомнения в родовой принадлежности, однако плохо сохранившийся остаток не позволяет нам сравнить его с каким-либо современным или ископаемым видом.

Acer ilnicense **Iljinskaja** (рис. 2, *3*, *4*)

1968. Ильинская, Неоген. фл. Закарпатской обл. УССР, с. 67, табл. IV, 1, 2; табл. XXXIV, 1—6.

Исследованные экземпляры: 2 с противоотпечатком 2А.

Сохранился отпечаток с противоотпечатком почти полного трехлопастного листа около 6 см дл. и 5.4 см шир. Боковые лопасти асимметричные, около 4.3 см дл. и 2.2 см шир., по-видимому, узкие, острые, полностью не сохранились. Средняя лопасть шире боковых в 2.5 раза и длиннее в 1.5 раза, к верхушке постепенно суживается. Основание листа сердцевидное. Край сильно поврежден. От основания листа, кроме трех жилок первого порядка, отходит пара тонких жилок, развернутых на 180°. Вторичные жилки начинаются высоко от основания, на расстоянии 2.5—3 см, в числе 5—6, от главной они ответвляются под углом 40—50°, слегка дуговидно изогнутые, у края листа резко загибаются, некоторые дают ответвления в зубчики. Вставочные жилки хорошо развиты. Третичные жилки расположены на расстоянии 0.4—0.6 см друг от друга, разветвляются, их ветви соединяются между собой и со вставочными жилками. Местами видны ячейки четырех- или многоугольной формы, образованные жилками следующего порядка.

По общей форме листа, по форме основания и характеру жилкования описываемый лист очень близок к типу вида *A. ilnicense*. Этот вид описан из плиоцена Закарпатья (Ильинская, 1968) и сравнивается с современным восточногималайским видом *Acer thomsonii* Miq. Для Молдавии приводится впервые.

Acer **sp. cf.** *A. subcampestre* **Goepp.** (рис. 2, *5*)

Исследованные экземпляры: 30.

Сохранился обломок крупного листа, представляющий собой части центральной и боковой лопастей. У центральной лопасти (5.7 см дл.) видна тонкая главная жилка, от которой под углом около 50° отходят очередные вторичные жилки (сохранились 3 пары). Боковая лопасть почти цельная, 2.6 см дл., с оттянутой острой верхушкой (без кончика). На ней имеется пара небольших острых зубцов. Жилка, идущая в боковую лопасть, тонкая, к верхушке слегка изогнутая. От нее отходят дуговидные, попарно сближенные вторичные жилки в количестве четырех. В нижней части листа видна еще одна вторичная жилка, идущая, очевидно, в нижнюю лопасть, которая не сохранилась.

Acer **aff.** *A. tataricum* **L.** (рис. 2, *6*; рис. 3, *7*)

Исследованные экземпляры: 17.

Лист крупный, неполный (повреждена верхушка и край), вероятная длина листа около 9 см, ширина 8 см (сохранилось 7.5×4.5 см). Основание сердцевидное. Край сохранился на небольших участках, выемчато-зубчатый, в нижней части зубцы простые, мелкие, острые, в верхней — трижды зубчатые, мелкие, острые. Главная жилка прямая, в основании 0.1 см шир., постепенно утончается к верхушке, в верхней части слегка изогнутая. От основания отходит пара базальных жилок, которые образуют с главной угол в 45—50° и дают ответвления к краю. Вторичные жилки в числе четырех отходят от главной под углом 30—50°, в нижней части супротивные, в верхней — очередные, вначале прямые, затем к краю слегка загибаются и заканчиваются в зубцах. Жилки первой пары начинаются высоко, на расстоянии 2 см от основания. Между вторичными жилками имеются короткие вставочные жилки, которые соединяются с ответвлениями третичных жилок. Третичные жилки отходят от вторичных под углом около 80°, у середины утончаются, разветвляются, их тонкие ветви подходят к следующей вторичной жилке почти под прямым углом.

Acer **sp. cf.** ***A. trilobatum*** **(Sternb.) A. Br.** (рис. 3, *3*)

Исследованные экземпляры: 35, 39.

Сохранились части центральной лопасти 1.8 и 3 см дл. и 1.8 и 2 см шир. небольших листьев. Верхушка лопасти оттянутая, острая, кончик не сохранился. Край лопасти неравномерно зубчатый с острыми зубцами (полностью не сохранились). Главная жилка прямая или слегка изогнутая, утончается в верхней части. Вторичные жилки попарно сближенные, вначале прямые, затем к краю слегка дуговидно изогнутые, краспедодромные. Третичные жилки тонкие, частые, отходят от вторичных под углом около 80°, разветвляются и подходят к следующей вторичной жилке почти под прямым углом.

Описываемые остатки по форме и жилкованию близки к листьям *A. trilobatum*, описанным из плиоцена Закарпатья (Ильинская, 1968). Отп. 39 близок к отп. 59 (Ильинская, 1968, табл. V, фиг. 8), отличаясь лишь более мелкими размерами. Фрагментарность материала не позволяет отнести остатки с полной уверенностью к виду *A. trilobatum*. Эти листья близки к листьям современного североамериканского вида *Acer rubrum* L. var. *trindens* Wood. (гербарный лист № 24128, M. L. Fernald, E. B. Bartram and B. Long, 28 VII 1921).

Aesculus **aff.** ***A. parviflora*** **Walt.** (рис. 1, *12*)

Исследованные экземпляры: 19 с противоотпечатком 19А.

Сохранился неполный отпечаток листочка эллиптической формы (без верхней части) около 7 см (сохранилось 5 см) дл. и 3 см шир. Наибольшая ширина в верхней части листочка. Основание клиновидное. Край мелкопильчатый, зубцы мелкие, сохранились местами. Вторичные жилки сохранились в количестве 9 пар, нижние супротивные, отходят от главной почти под прямым углом, а верхние попарно сближенные, отходят от главной под углом 55—60°, слегка дуговидно изогнутые у края, петлевидно соединяются друг с другом. Третичные жилки косо расположенные, тонкие, разветвляющиеся, соединяют между собой вторичные.

По общей форме листочка, по форме основания и характеру жилкования описываемый листочек очень сходен с листочками современного североамериканского вида *A. parviflora* Walt., который распространен в Северной Америке от Южной Каролины до Алабамы и Флориды. Растет на песчаных почвах (Шипчинский, 1958).

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. (1960). О нижнесарматской флоре Молдавии. Изв. МФ АН СССР, 4 (58). — Замятин Б. Н. (1951). *Betulaceae*. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 2. — Ильинская И. А. (1964). Тортонская флора Свошовице. Тр. БИН АН СССР, сер. 8, V. — Ильинская И. А. (1968). Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. — Колаковский А. А. (1957). Первое дополнение к кодорской плиоценовой флоре. Тр. Сухумск. бот. сада, X. — Колаковский А. А. (1964). Плиоценовая флора Кодора. — Колаковский А. А. (1974). Ископаемые дубы Евразии из секции *Cerris*. Тр. Сухумск. бот. сада, XIX. — Криштофович А. Н. (1912). Новые находки молодой третичной и послетретичной флоры в Южной России. Зап. Новоросс. общ. естествоисп., 39. — Криштофович А. Н. (1915). Новое местонахождение третичной флоры в Бессарабии. Геол. вестник, I. — Негру А. Г. (1976). О раннепонтической флоре с. Московей на юге Молдавии. Изв. АН МССР, сер. биол. и хим. наук, 4. — Соколов С. Я. (1951). *Populus*. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 2. — Шипчинский Н. В. (1958). *Hippocastanaceae*. В кн.: Деревья и кустарники СССР, 4. — Штефырца А. Г. (1972). Хвойные, самшит и пальма миоценовой флоры Бурсука в Молдавии. Бот. ж., 57, 4. — Штефырца А. Г. (1974). Раннесарматская флора Бурсука. — Якубовская Т. А. (1955). Сарматская флора Молдавской ССР. Тр. БИН АН СССР, I, 11. — Barbu J. Z. (1934). Contributiuni la cunoasterea florei fosile din podisul Moldovei si Basarabiei. Acad. Romană. Sect. stiint., ser. 3, 10. — Berger W. (1955). Die altpliozäne Flora des Laaerberges in Wien. Palaeontographica, Bd. 97, Abt. B. 3—6. — Czeczott H. (1951). Środkowo-mioceńska flora Zalesiec kolo Wiśniowca.

Acta Geol. Polonica, 2. — Ettingshausen C. (1851). Fossile von Wien. Die Tertiärfloren der Oesterreichischen Monarchie. I. Wien. — Goeppert H. (1855). Tertiärflora von Schossnitz in Schlesien. — Heer O. (1868). Flora fossilis arctica, Bd. I. — Knobloch E. (1969). Tertiärefloren von Mahren. — Kotlaba F. (1963). Tertiary plants from three new localities in Southern Slovakia. Slovnik Národniho Nuzea v Praze, XIX, N 2. — Kovats J. (1856). Fossile Flora von Erdobénye und Tállya. Arb. geol. Gesellsch. für Ungarn, I. — Rerolle L. (1884). Etudes sur les végétaux fossiles de Cerdagne. Rev. sci. nat., sér. 3, IV, I. — Unger F. (1847). Chloris protogaea. — Unger F. (1852). Iconographia plantarum fossilium. Denkschr. k. Akad. Wissench., Bd. IV.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 16 XII 1977.

SUMMARY

Detailed investigation of the first find of Pontian leaf imprints in Moldavia made possible the determination of 18 species. The results evidence the fact that Pontian flora of Moldavia was the sequel of this region's Sarmatian flora, and that during Pontus forests were developed not only in river inundation valleys, but covered watersheds as well. 18 species are described and pictured.

УДК 582.952.6 : 581.3

Э. С. Терехин, Г. М. Анисимова

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ РАЗВИТИЯ *OROBANCHE CUMANA* WALLR. *(OROBANCHACEAE)*

E. S. TERYOKHIN, G. M. ANISIMOVA. ABOUT SOME PECULIARITIES DEVELOPMENT OF *OROBANCHE CUMANA* WALLR. (*OROBANCHACEAE*)

На примере послесеменного развития спорофита *Orobanche cumana* и некоторых других видов заразих обсуждается вопрос о путях эволюционного преобразования онтогенеза в сем. *Orobanchaceae*. Отмечается, что для части видов заразиховых характерно развитие с преобразованием организации спорофита, в процессе которого происходят отмирание эпикотилярной области редуцированного зародыша и формирование побега за счет адвентивных инициалей. Этот путь развития — основной результат эволюции паразитизма в семействе.

У *O. cumana* и некоторых других видов наблюдается вторично-эволюционное для семейства заразиховых, своеобразное развитие эпикотилярной зоны редуцированного зародыша. При этом происходят преобразование эпикотилярной зоны зародыша, выполняющей при прорастании гаусториальные функции в эндосперме, и развитие ее в апекс побега по типу формирования апекса вегетативной почки. Эти вторично-эволюционные преобразования наблюдаются у наиболее агрессивных видов заразих, паразитирующих на однолетних растениях — представителях дикой и культурной флоры.

Интерес к изучению онтогенеза у представителей сем. *Orobanchaceae* возник в середине прошлого столетия, после того как Шахт (Schacht, 1850) обнаружил слабодифференцированные зародыши в зрелых семенах некоторых заразих. Он описал эти зародыши как овальные, сравнительно немногоклеточные образования, без дифференциации на эпикотиль, семядоли, гипокотиль и радикулу. Затем Каспари (Caspary, 1854) отметил некоторые удивительные особенности развития проростка заразихи *Orobanche ramosa* L. на корнях конопли. При прорастании семени у зародыша развивается только базальный (корневой) полюс. Несколько позже проросток значительно разрастается в месте внедрения в ткани корня растения-хозяина. У образовавшегося «клубенька» прежде всего возникают дополнительные «корешки». И лишь вслед за этим в его апикальной области появляются первые чешуи, которые, согласно Каспари, представляют собой запаздывающие в своем развитии семядоли.

Дальнейшие исследования проростков заразиховых подтвердили униполярный характер первых этапов послесеменного развития спорофита этих растений (Kusano, 1908; Heinricher, 1910; Juliano, 1935; Rauh, 1937; Kadry, Tewfic, 1956а, б). При этом отмечалось, что вегетирующий на корнях растения-хозяина спорофит заразихи всегда развивается из базальной (корневой) области редуцированного зародыша, в то время как его терминальная (эпикотилярная) область, выполнив гаусториальную функцию в эндосперме, отмирает. Плодущий побег в этом случае образуется эндогенно в терминальной области клубенька (разросшейся, примыкающей к корню растения-хозяина области проростка). Эти выводы были основаны главным образом на изучении картин внешнеморфологического преобразования проростков.

Кох (Koch, 1887), изучив последовательные анатомические картины развития проростка у некоторых видов заразих (*Orobanche speciosa* DC., *O. ramosa* L., *O. minor* Sutt. и *O. hederae* Duby), пришел к иному заключению. Он отметил два возможных способа образования плодущего побега в процессе прорастания спорофита заразих. В одном случае, по мнению Коха, наблюдается обычное (биполярное), но замедленное и отнесенное на период прорастания развитие терминальной области недифференцированного на органы зародыша (с образованием семядолей и эпикотиля). В другом случае часть проростка, содержащая эпикотилярную область недифференцированного на органы зародыша, отмирает, а побег формируется эндогенно в тканях клубенька путем, сходным с образованием апекса вегетативной почки. Таким образом, здесь в течение онтогенеза происходит замещение (субституция) основного побега адвентивным. У *O. hederae* Кох наблюдал только второй путь развития. У других видов (*O. ramosa*, *O. speciosa*, *O. minor*) наряду с обычным развитием зародыша отмечалось образование одного или нескольких эндогенно дифференцирующихся в тканях клубенька апексов плодущих побегов. Кох считал, что тот или другой способы развития связаны с длиной первоначального, униполярно развивающегося проростка («проростковой нити»), т. е. с положением прорастающего семени по отношению к корню растения-хозяина. На возможность обычного развития проростка заразихи указывал и Креннер (Krenner, 1958), исследовавший некоторые этапы прорастания *O. cumana* Wallr., однако свое заключение он не подтвердил анатомическими картинами формирования апекса побега.

Исследования последнего времени (Терехин, 1968; Терехин, Никитичева, 1968; Никитичева, Терехин, 1976) показали, что для некоторых заразиховых действительно характерен своеобразный путь развития спорофита: униполярное развитие проростка из базального полюса в период поиска контакта с корнем растения-хозяина, образование клубенька в месте внедрения проростка, отмирание терминальной эпикотилярной области редуцированного зародыша после выполнения ею гаусториальной функции в эндосперме, эндогенное формирование апекса побега из вторично возникшего, адвентивного меристематического очага. На основании этих данных было сформулировано представление о том, что для заразиховых, как и для других высокоспециализированных паразитных цветковых, характерно развитие с метаморфозом спорофита в период прорастания (Терехин, 1968, 1977). Такой способ развития с преобразованием униполярной организации спорофита в биполярную при переходе к половому воспроизведению и, следовательно, с облигатным отмиранием эпикотилярной области зародыша был подробно описан у двух видов: *O. crenata* Forsk. и *O. pallidiflora* Wimm. et Grab. (Терехин, Никитичева, 1968; Никитичева, Терехин, 1976).

В отношении *O. crenata* Терехин и Никитичева (1968) пришли к противоположным по сравнению с Кохом результатам, несмотря на то что по существу они исследовали тот же вид заразихи (*O. speciosa* DC.= =*O. crenata* Forsk.).

Это обстоятельство побудило нас к изучению послесеменного развития спорофита других видов заразих, у которых ранее был обнаружен так называемый нормальный тип дифференциации зародыша. В настоящем сообщении приводятся результаты исследования развития проростка *O. cumana*.

Материал и методика

Семена *O. cumana* и его растения-хозяина (*Helianthus annuus* L.) были собраны на полях Килийского р-на Одесской обл. Семена паразита проращивались в почвенной среде в присутствии корней растения-хозяина по методике Кадри и Тьюфика (Kadry, Tewfic, 1956a).

Проростки фиксировали темпорально в смеси FAA на основе результатов визуальных наблюдений. Дегидрацию, инфильтрацию материала парафином и приготовление постоянных препаратов проводили по обычной методике. Срезы толщиной 11—12 мкм приготавливали на ротационном микротоме. Препараты окрашивали генциан-виолетом с подкраской оранжем-Ж в гвоздичном масле.

Результаты исследования

Как показали предыдущие исследования, развитие проростков у заразиховых до формирования органов, обеспечивающих вегетативное развитие плодущего побега и его половое размножение, можно разделить на четыре этапа, различающихся по характеру основных морфогенетических процессов.

Первый этап характеризуется униполярным развитием и ростом проростка, развивающегося из морфологически активного базального (корневого) полюса редуцированного зародыша («проростковой трубки», по Коху или «трубкообразного проростка», по Кадри и Тьюфик). Хемоиндукция и хемоориентация развития трубкообразного проростка обеспечиваются выделениями из корней растений-хозяев. Это — стадия поиска контакта с корнем растения-хозяина.

Второй этап характеризуется внедрением преобразованного в гausторий апекса проростка в ткани корня растения-хозяина и развитием гаусториальной ткани паразита в них. Этот процесс в конечном итоге завершается установлением метаболических связей проростка с проводящей системой растения-хозяина.

На третьем этапе происходит формирование из тканей проростка паразита, прилегающих к месту внедрения в корень растения-хозяина, так называемого клубенька (первичной протосомы). Клубенек — это специфический орган накопления питательных веществ, обеспечивающий в дальнейшем (структурно и энергетически) формирование одного или нескольких апексов плодущих побегов и образование системы вторичных протосом (органов вегетативного размножения).

Четвертый этап характеризуется формированием апекса плодущего побега и его первых защитных чешуй (что обеспечивает переход проростка к биполярному развитию), а также возникновением вторичных протосом — органов вегетативного размножения.

Рассмотрим в этой связи развитие проростков *O. cumana*. Как показали наши наблюдения, к прорастанию побуждаются семена *O. cumana*, расположенные в радиусе 0.2—0.5 см от растущего корня растения-хозяина (*Helianthus annuus*). Зона распространения стимулирующих прорастание веществ, исходящих из корня растения-хозяина, по-видимому, перекрывает энергетически обеспеченные запасными веществами семени максимальные параметры роста проростков. Об этом можно судить по тому, что часть проростков, исчерпав энергетические возможности семени, не успевает достигнуть поверхности корня подсолнечника и отмирает. Проростки независимо от ориентации семени по отношению к корню растения-хозяина всегда растут по направлению к нему, обнаруживая положительный хемотропизм. Достигнув корня растения-хозяина, клетки апекса проростка обнаруживают большую способность к адгезии и лизису эпидермальных клеток корня подсолнечника, а затем клеток коры.

В настоящее время еще неизвестны точные химические механизмы стимуляции прорастания и ориентации роста проростков заразих, равно как и механизмы адгезии и инвазии паразита в ткани корня растения-хозяина. Тем не менее можно видеть, что ответы проростка на стимулы, исходящие из тканей корня растения-хозяина, а также процессы адгезии и инвазии характеризуются высокой степенью организованности проростка как целого. Эта целостность несколько нарушается лишь в процессе инвазии при установлении контактов паразита с проводящей системой корня растения-хозяина (рис. 1, *1*, вклейка). Отдельные гаусториальные клетки или их комплексы обнаруживают некоторую независимость в направлении и темпах роста. После установления контактов проростка *O. cumana* с проводящей системой корня подсолнечника в месте контакта паразита с корнем растения-хозяина начинается формирование клубенька. Его образование происходит в результате изменения ориентации делений и роста клеток трубкообразного проростка в области, прилегающей к месту инвазии. Первоначальная довольно четкая гистологическая организация проростка, обеспеченная высокой корреляцией между темпами и направлением роста и деления клеток, которая обусловливает строго радиальное его строение, явно нарушается. Клетки в области формирования клубенька утрачивают четкую форму и приобретают паренхиматозный характер (рис. 1, *1—3*). В центральной области клубенька, прежде всего у его основания, дифференцируются отдельные элементы проводящей системы, впоследствии смыкающиеся между собой и формирующие целостную проводящую систему. Одновременно клетки клубенька начинают заполняться крахмалом.

До стадии формирования клубенька развитие всех проростков *O. cumana* происходит одинаково и в соответствии с теми картинами, которые наблюдались ранее у *O. crenata* и *O. pallidiflora* (Терехин, Никитичева, 1968; Никитичева, Терехин, 1976). Далее меньшая часть проростков продолжает развиваться способом, известным для видов *O. crenata* и *O. pallidiflora*. При достижении клубеньком определенного размера (около 0.7 мм в диаметре) в разных его участках начинается дифференциация меристематических зон, зачатков апекса побегов и органов вегетативного размножения (вторичных протосом) (рис. 2, *1*). Процесс формирования эндогенной инициальной меристематической зоны будущего апекса побега происходит в соответствии с теми закономерностями, которые были описаны ранее и для других видов заразих (Koch, 1887; Терехин, Никитичева, 1968). Инициальная меристематическая зона, в которой начинается формирование апекса побега, четко отграничивается от наружных окружающих клеток и характеризуется постепенным ослаблением степени меристематизации паренхимных клеток клубенька по направлению к его центру. Апекс побега формируется из средней части меристематической зоны. Одновременно с этим в латеральных частях этой зоны последовательно дифференцируются первые защитные чешуи (рис. 1, *10—12*; рис. 2, *1—3*): их обычно две; последующие чешуи формируются уже непосредственно из тканей сложившегося апекса (рис. 1, *12*). Клетки эпикотилярного полюса зародыша, а также остающаяся в семени и прилегающая к нему часть трубкообразного проростка постепенно отмирают. Таков в основных чертах первый способ развития проростков *O. cumana*.

У большей части проростков *O. cumana* в отличие от описанного выше эндогенного образования апекса побега из тканей клубенька он формируется экзогенно из клеток эпикотилярной области зародыша. Этот процесс протекает весьма своеобразно. На первых этапах развития клетки эпикотилярной зоны зародыша, остающиеся в семени и в этом случае, как и при первом способе прорастания, выполняют в эндосперме гаусториальную функцию снабжения проростка питательными веществами. Однако в отличие от описанного выше хода развития после внедрения проростка в ткани корня растения-хозяина и начала образования клубенька эта область зародыша не отмирает, а, напротив, получает стимул к дальнейшему развитию (рис. 1, *4—9*).

Этот факт представляет исключительный интерес с точки зрения изучения возможностей морфологических преобразований спорофита. Насколько нам известно, в эмбриологических исследованиях не наблюдалось до сих пор подобных примеров передифференцировки столь специализированных тканей, как гаусториальные. Существенно также то, что при этом не наблюдается возвращения эпикотилярной зоны зародыша к обычному пути развития. Морфогенетические потенции к образованию семядолей и эпикотиля у редуцированных зародышей заразиховых полностью утрачены в процессе эволюции, поэтому формирование

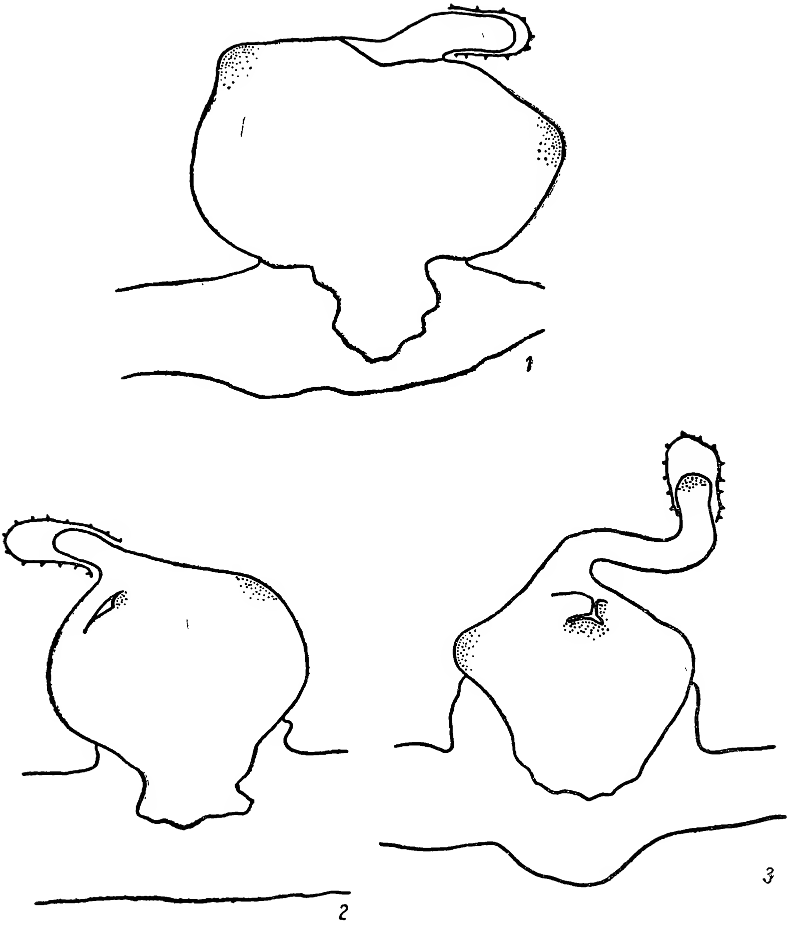


Рис. 2. Эндогенное заложение апекса побега (*1*) и первых листовых чешуй (*2*, *3*) в проростках («клубеньках») *Orobanche cumana* Wallr.

и развитие апекса побега зародышей *O. cumana*, эпикотилярная зона которых вновь побуждается к развитию, происходят тем же способом, что и формирование вторичных, адвентивных, эндогенных апикальных меристематических структур. Пробудившиеся к вторичному развитию клетки эпикотилярной зоны редуцированного зародыша начинают энергично делиться и разрастаться, приобретая постепенно все характерные черты апекса побега. При этом наиболее активно преобразуется центральная область эпикотилярной зоны редуцированного зародыша (рис. 1, *4*—*5*). Вскоре после начала ее вторичного преобразования в латеральной области этой зоны закладываются последовательно две защитные чешуи (рис. 1, *5*—*7*). При этом следует отметить, что ткани участков клубенька во время возникновения двух первых чешуй еще не имеют характерной гистологической организации апикальных структур, а клетки — ясно выраженного меристематического характера (рис. 1, *5*). В отличие от этого третья и последующие чешуи являются уже результатом обычной при образовании листьев деятельности апекса побега (см. таблицу, *8*—*9*). Характер образования и развития апекса побега больше напоминает в этих случаях образование адвентивных почек и принципиально отличается от обычного хода развития эпикотилярной зоны проэмбрио у родственных автотрофных растений из сем. норичниковых.

У некоторых проростков мы наблюдали формирование одновременно двух апексов плодущих побегов: одного — эндогенного, а другого — экзогенного.

Обсуждение

В ряде современных работ, посвященных изучению развития проростков у представителей сем. заразиховых, неоднократно подчеркивался факт своеобразного эндогенного образования апекса плодущего побега за счет дифференциации части паренхиматозной запасающей ткани в терминальной области клубенька (Rauh, 1937; Kadry, Tewfic, 1956a; Терехин, 1968, 1977; Терехин, Никитичева, 1968; Никитичева, Терехин, 1976, и др.). При этом отмечалось, что инициали эпикотилярных структур зародыша в процессе прорастания отмирают, выполнив гаусториальную функцию в эндосперме. Выводы Коха (Koch, 1887) и Креннера (Krenner, 1958) о возможности обычного для покрытосеменных способа развития эпикотилярной зоны зародыша заразих у ранее изученных видов не были подтверждены.

Полученные нами факты заставляют вернуться к работам Коха и Креннера. Как показало изучение процесса развития проростков *O. cumana*, для этого вида действительно характерны два пути образования апекса плодущего побега: в результате его эндогенного формирования в тканях клубенька или в результате развития эпикотилярной области редуцированного зародыша.

Однако изучение последовательных гистологических картин преобразования эпикотилярной области редуцированного зародыша в апекс плодущего побега не позволяет нам согласиться с представлениями Коха и Креннера об идентичности этих преобразований с обычным способом дифференциации апекса побега у зародышей автотрофных цветковых растений. Отмеченные выше характерные особенности преобразования эпикотилярной зоны редуцированного зародыша *O. cumana* в процессе прорастания показывают, что здесь формирование «плюмулы» происходит путем, которым обычно образуются вегетативные почки. Это обстоятельство, равно как и другие особенности развития спорофита заразих (такие, например, как униполярное формирование первичной оси проростка и выполнение клетками эпикотилярной зоны зародыша гаусториальной функции при прорастании), не позволяют нам интерпретировать отмеченный выше процесс экзогенного развития апекса побега как обычное эмбриональное развитие. В результате длительной эволюции у зародышей заразиховых полностью редуцировались морфогенетические потенции образования семядолей и эпикотиля и сложился особый способ развития спорофита, при котором структура и функции эпикотилярной зоны зародыша замещаются в онтогенезе эндогенным (адвентивным по происхождению) образованием апекса плодущего побега в тканях «клубеньковой» стадии проростка. Наблюдающееся у части проростков *O. cumana* наряду с обычным для ранее изученных представителей сем. заразиховых эндогенным формированием апексов побегов в клубеньке также и специфическое преобразование в апекс побега эпикотилярных структур редуцированного зародыша представляет, по нашему мнению, явление, эволюционно-вторичное для этого семейства. Естественно возникает вопрос: чем вызваны столь сложные эволюционные преобразования онтогенеза заразих? Ранее уже отмечалось (Терехин, 1968, 1977), что эволюционные изменения спорофита заразиховых, равно как и у других групп высокоспециализированных паразитных цветковых, обусловлены функциональными изменениями в питании разных стадий спорофита паразитных растений. В отличие от автотрофных цветковых растений, вегетация которых обеспечивается деятельностью побегов (фотоавтотрофия) и корней (водно-минеральное питание), паразитные растения из сем. *Orobanchaceae*, лишенные хлорофилла, получают все свое питание из одного источника — корней растения-хозяина. В процессе эволюционной адаптации к новому образу жизни заразиховые утратили не только хлорофиллоносный аппарат, но и способность спорофита (зародыша) к биполярному развитию. Выгоды направленного униполярного послесеменного развития спорофита как системы поиска корней растения-хозяина оказались, очевидно, столь значительными, что у зародышей заразих произошла полная утрата морфогенетических потенций инициалей эпикотилярной области проэмбрио. Структуры побега, обеспечивающие воспроизведение потомства, стали возникать в онтогенезе заразих уже после установления проростком контакта с растением-хозяином и накопления необходимых для формирования апекса побега структурно-энергетических ресурсов. Таким путем, по-видимому, и произошло в процессе эволюции замещение (субституция) основного побега адвентивным образованием, эндогенно формирующимся в клубеньке. Эпикотилярная область редуцированного зародыша приобрела ярко выраженную гаусториальную функцию в эндосперме. Эти изменения были связаны также с необходимостью производства на ограниченной энергетической основе все большего количества более мелких семян.

Таковы основные эволюционные преобразования онтогенеза спорофита заразиховых.

В тех случаях, когда мы наблюдаем у некоторых видов заразих (например, у *O. cumana*) преобразование эпикотилярной области зародыша в апекс побега, вероятно, это примеры специфической, эволюционно-вторичной для заразиховых «попытки» возвращения к биполярному развитию спорофита, обусловленной адаптацией к каким-то еще не выясненным особенностям паразитного существования заразих. Возможно, эти вторичные в эволюции спорофита заразиховых преобразования связаны с адаптацией к паразитированию на однолетних растениях, сначала на диких, а затем и на культурных. В этом случае они должны обнаруживаться прежде всего у таких полиморфных и, по-видимому, наиболее агрессивных видов, поражающих многие однолетние культурные растения, как *O. ramosa*, *O. aegyptiaca*, *O. mutelii*, *O. lutea*, *O. cumana*, *O. crenata*. Некоторым подтверждением этой точки зрения могут служить следующие факты. Экзогенное образование апекса побега на основе преобразования эпикотилярной зоны редуцированного зародыша констатировано для некоторых из этих видов: *O. ramosa* (Koch, 1887) и *O. cumana* (настоящее сообщение). С другой стороны, исключительно эндогенное формирование апекса в тканях клубенька с отмиранием части трубкообразного проростка, несущей эпикотилярную область зародыша, установлено для *O. hederae* (Koch, 1887; Rauh, 1937) и *O. pallidiflora* (Никитичева, Терехин, 1976). В отношении *O. crenata* (=*O. speciosa*), как сообщалось выше, существуют противоречивые данные о способах образования апекса побега (Koch, 1887; Kadry, Tewfic, 1956а, б; Терехин, Никитичева, 1968).

Этот факт с нашей точки зрения может быть объяснен различиями в темпах эволюции аллопатрических групп популяций данного вида. На территории СССР, где этот вид исследован Терехиным и Никитичевой (1968), он не паразитирует на однолетних культурных растениях. В Западной Европе, где *O. speciosa* (=*O. crenata*) изучалась Кохом (Koch, 1887), этот вид активно поражает некоторые культурные растения. В Египте, где прорастание *O. crenata* было прослежено Кадри и Тьюфиком (Kadry, Tewfic, 1956а, б), он также поражает ряд культурных растений, но не исключено, что здесь переход *O. crenata* к паразитированию на представителях культурной флоры произошел позже или происходил менее интенсивно, чем в Западной Европе. Следует также иметь в виду то обстоятельство, что многие роды и виды заразиховых являются многолетними растениями, у которых развитие каждого отдельного плодущего побега может происходить не в один, а в два вегетативных сезона. Среди очевидно однолетних растений во «Флоре СССР» (Новопокровский, Цвелев, 1958) указываются как раз те виды *Orobanche*, которые активно поражают однолетние культурные растения.

Экзогенное формирование апекса побега у заразиховых обусловлено адаптацией к паразитизму на однолетних (главным образом культурных) растениях-хозяевах, адаптацией, требующей существенного сокращения времени развития плодущих побегов.

Можно надеяться, что дальнейшие исследования внесут бо́льшую ясность в понимание этой интересной проблемы эволюционной адаптации онтогенеза заразиховых.

ЛИТЕРАТУРА

Никитичева З. И., Э. С. Терехин. (1976). Развитие семени и проростка *Orobanche pallidiflora* Wimm. et Grab. (*Orobanchaceae*). Бот. ж., 61, 5. — Новопокровский И. В., Н. Н. Цвелев. (1958). Семейство *Orobanchaceae*. Флора СССР, XXIII. — Терехин Э. С. (1968). Метаморфоз в онтогенезе покрытосеменных растений — паразитов. ДАН СССР, 178, 4. — Терехин Э. С. (1977). Паразитные цветковые растения. — Терехин Э. С., З. И. Никитичева. (1968). Постсеменное развитие паразитных *Angiospermae*. I. Метаморфоз.Бот. ж., 53, 1. — Caspary R. (1854). Über Samen, Keimung und Nährpflanzen der Orobanchen. Flora, 37. — Heinricher E. (1910). Die Aufsucht und Kultur der parasitischen Samenpflanzen, 4. — Yuliano I. B. (1935). Anatomy and morphology of the Bunga, *Aeginetia indica* L. Phil. J. Sci., 56. — Kadry A. E. K., H. Tewfic. (1956a). A contribution to the morphology and anatomy of seed germination in *Orobanche crenata*. Bot. Not., 109, 4. — Kadry A. E. K., H. Tewfic. (1956б). Seed germination in *Orobanche crenata* Forsk. Svensk. Bot. Tidskr., 50, 2. — Koch L. (1887). Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Kulturpflanzen. — Krenner I. A. (1958). The natural history of the sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.). Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 4, 1—2. — Kusano S. (1908). Further studies on *Aeginetia indica*. Bull. Coll. Agric. Tokyo, Imp. Univ., 8. — Rauh W. (1937). Die Bildung von Hypokotyl und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen. Nove Acta Leopoldina, 4, 24. — Schacht H. (1850). Entwicklungsgeschichte des Pflanzen embryos.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 IX 1977.

SUMMARY

The article points out the dual character of the postseminal development of the *Orobanche cumana* sporophyte. On the basis of available data on the postseminal development in studied representatives of the family *Orobanchaceae* the problem of the ways of the sporophyte's evolutionary transformation within this family is discussed. Special influence on the sporophyte evolution of the fact, that these plants are parasites of annuals from wild and cultural flora, is stressed.

УДК 582.632 : 581.84

Л. А. Барильская

СТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ УЗОРЧАТОЙ ДРЕВЕСИНЫ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

L. A. BARILSKAYA. STRUCTURAL ANALYSIS OF DECORATIVE WOOD OF KARELIAN BIRCH

Приведены данные светооптического и электронномикроскопического исследований декоративной древесины карельской березы. Установлено, что аномалии и окружающие их участки древесины обладают весьма постоянными особенностями микроскопического строения, не зависящими от жизненной формы растения. Основными компонентами аномальных скоплений являются клетки лучевой паренхимы, склереиды, клетки без вторичного утолщения оболочки и элементы аксиальной паренхимы. Повышенная концентрация фенольных соединений в вакуолярной системе паренхимных клеток аномалий свидетельствует о наличии отклонений в процессах метаболизма. Высказывается предположение о существовании связи между деятельностью апикальных меристем и формированием специфического рисунка древесины.

В настоящее время в ряде районов СССР, а также за рубежом успешно проводятся селекционно-генетические работы по созданию чистых рощ из карельской березы. Однако уровень научно-теоретической базы для подобных работ остается недостаточно высоким. Несмотря на многочисленные исследования в этой области, такие существенные вопросы, как происхождение и систематическое положение карельской березы, причины и механизм образования ее узорчатой древесины, еще недостаточно изучены и носят порой остродискуссионный характер. Большинство исследователей склонны рассматривать карельскую березу как форму березы повислой *Betula pendula* Roth f. *carelica* Soc., поэтому возникает необходимость проведения дальнейших комплексных исследований карельской березы и в первую очередь изучения строения и специфических черт формирования ее своеобразной древесины.

Наиболее глубокие и точные представления о структуре исследуемой ткани и цитологических особенностях ее отдельных компонентов можно получить, применяя метод электронной микроскопии. В связи с этим при изучении строения узорчатой древесины карельской березы наряду со светооптическими исследованиями был проведен электронномикроскопический анализ фрагментов древесины.

Методика исследования

Объектами изучения были выбраны 15—20-летние деревья карельской березы с выраженными морфологическими признаками. Использовались высечки из наружных участков древесины ствола на высоте 1.3 м.

Фиксацию материала проводили двумя способами: 1) 3%-м раствором глутаральдегида (6 час.) с дофиксацией 1%-м раствором OsO_4 (12 час) и 2) 2%-м раствором $KMnO_4$ (4 час.) с последующей заливкой в эпон. Для светооптических исследований срезы изготовляли от руки, а также на ультратоме УМТП-2 и окрашивали раствором сафранина. Ультратонкие срезы для электронной микроскопии готовили на ультратоме LKB и контрастировали цитратом свинца по Рейнольдсу. Исследования проводили с помощью светового микроскопа NU-2 и электронных микроскопов JEM-7A и Tesla-BS 613.

Результаты исследования

Своеобразная текстура древесины карельской березы образована определенным сочетанием темно-коричневых пятнышек («аномалии», «аномальных скоплений», «аномальных образований») на светлом фоне основной массы древесины. Проведенный нами анатомический анализ наружных годичных слоев древесины карельской березы показал, что аномалии и окружающие их участки древесины обладают довольно постоянными особенностями микроскопического строения, не зависящими от жизненной формы растения — высокоствольной, короткоствольной или кустовидной. Основу аномалий составляют видоизмененные сердцевинные лучи (рис. 1, *А—В*, см. вклейку), которые имеют значительные отклонения от нормальных лучей древесины березы повислой (Барильская, 1977) по форме, размерам, строению, количественному соотношению и взаимному расположению образующих их клеток. Наряду с клетками лучевой паренхимы в состав аномальных скоплений входят паренхимные клетки иных типов. Одни из них имеют почти изодиаметрическую форму и значительно более утолщенную (до 8—10 мкм по сравнению с 2.5—3.5 мкм в норме), одревесневшую вторичную оболочку, снабженную простыми, неветвистыми порами, и на основании этого они классифицируются как склереиды (каменистые клетки). У паренхимных клеток другого типа не формируется вторичное утолщение оболочки, и они остаются тонкостенными. Склереиды, одиночные или в виде небольших (по 2—5) групп, встречаются, как правило, в сочетании с тонкостенными паренхимными клетками (рис. 2, см. вклейку). Подобные агрегаты клеток, включающие и некоторое количество лучевой паренхимы, несколько обособлены в общей массе аномальных скоплений. На световых срезах древесины они выделяются, в виде темных пятен (рис. 3, *А*, *В*, см. вклейку). Окраска этих клеток, как показал гистохимический анализ, обусловлена прежде всего высокой концентрацией в них фенольных соединений (танинов). В образовании аномалий принимают участие и элементы вертикальной системы древесины — клетки аксиальной паренхимы и волокнистые трахеиды, форма и ориентация которых сильно изменены по сравнению с нормой.

Изучение структуры различных типов клеток аномальных образований наружных годичных слоев древесины карельской березы позволяет констатировать следующее.

Форма клеток лучевой паренхимы в аномалиях довольно разнообразна (рис. 1, *Б*). Их радиальные и поперечные стенки часто изогнуты, тангентальные — расположены под разными углами к продольной оси. Нередко тангентальные стенки являются непосредственным продолжением радиальных или поперечных и в результате плавного перехода не образуют самостоятельной грани. Размеры клеток лучевой паренхимы сильно варьируют. Они могут иметь как значительную протяженность в радиальном направлении, так и быть очень короткими. Высота и ширина разных клеток на тагнентальном срезе также неодинаковы. Толщина вторичной оболочки нередко различается даже в пределах одной клетки. Среди лучевых паренхимных клеток аномалий встречаются как толстостенные клетки, толщина оболочек которых значительно превосходит размеры клеточной полости, так и тонкостенные.

У клеток лучевой паренхимы в составе аномальных скоплений изменены не только форма и размеры, но и структура оболочек и содержимого. Хотя у аномальных клеток, как и у нормальных клеток лучевой паренхимы, обычно образуется вторичная оболочка, микрофибриллы целлюлозы в ней, как показывает электронномикроскопическое исследование, ориентированы в виде более крутой спирали по отношению к длинной оси клетки, чем у клеток лучей в норме. Другой структурной особенностью аномальных лучей, отличающей их от лучей нормальной древесины (Барильская, 1977), является отсутствие межклетников в некоторых участках аномалий. Простые поры, связывающие между собой все клетки лучевой паренхимы, содержат больше плазмодесм в замыкающих пленках. По своему содержимому аномальные лучевые клетки отличаются от нормальных клеток лучей (Барильская, 1976) уже при светооптическом изучении фиксированного материала. Полости аномальных клеток кажутся целиком заполненными черным веществом (рис. 3, *В*). Однако электронномикроскопический анализ наружных годичных слоев древесины карельской березы показал, что клетки лучевой паренхимы аномалий содержат живой протопласт (рис. 3, *Б*). Характерной особенностью этих клеток является своеобразный плазмолиз, происходящий при всех примененных способах фиксации (рис. 3, *Д*). Часто можно видеть, что протопласт отошел от клеточной оболочки, контакт с которой сохранился лишь в полостях пор. Темная окраска содержимого паренхимных клеток аномальных скоплений, выявляемая под световым микроскопом после всех способов фиксации, обусловлена, как показывает электронномикроскопическое исследование, двумя причинами: во-первых, вакуолями, заполненными электронноплотным осадком фенольной природы (типа танинов), и, во-вторых, высокой плотностью самой гиалоплазмы. Общее содержание таниноносных вакуолей в аномальных клетках значительно выше, чем в клетках паренхимы нормальной древесины. Таниноносные вакуоли, встречающиеся как в виде крупных аморфных тел, занимающих бо́льшую часть клеточного объема, так и в виде мелких шарообразных включений, обнаружены в малоизмененном состоянии в течение всего годичного цикла, что является отклонением от нормы. Высокое содержание танинов в вакуолярной системе паренхимных клеток — одна из основных причин темной окраски аномальных вкраплений в древесине карельской березы. Повышенную плотность гиалоплазмы паренхимных клеток аномалий можно, по всей вероятности, рассматривать как артефакт. Не исключено, что под действием фиксатора происходит разрушение тонопласта, вследствие чего содержимое вакуолей (полифенолы) смешивается с гиалоплазмой. Возможны и другие причины этого явления, но так или иначе повышенная плотность гиалоплазмы существенно затрудняет выявление клеточных органелл.

В цитоплазме лучевых клеток аномалий можно видеть пластиды (лейкопласты). В строме пластид, начиная с весны и до глубокой осени, обнаруживаются зерна крахмала. Установлено, что сезонная динамика крахмалонакопления в цитоплазме клеток аномальных образований в целом совпадает с динамикой крахмала в нормальных клетках аксиальной и лучевой паренхимы древесины берез повислой и карельской (Барильская, 1976).

В клетках аномалий на протяжении всего годичного цикла обнаруживаются многочисленные липидные включения. После двойной фиксации они едва заметны на фоне осмиофильной гиалоплазмы, в то время как после фиксации перманганатом калия, приводящей к вымыванию их содержимого (Васильев, 1972; Данилова, 1974), они приобретают характерный выемчатый контур. О сезонных изменениях в количественном содержании липидов в аномальных клетках судить трудно, так как плотность гиалоплазмы обычно настолько велика, что липидные включения не выявляются в ней как самостоятельные структуры. В большинстве исследованных клеток аномальной лучевой паренхимы довольно отчетливо видно ядро, имеющее извилистый контур. В ядре выявляются оболочка с контрастными мембранами, гомогенная нуклеоплазма и плотное, крупное ядрышко. Эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, митохондрии на фоне плотной гиалоплазмы распознаются с трудом.

Паренхимные клетки вертикальной системы древесины, участвующие в формировании аномальных скоплений, отличаются от аналогичных клеток радиальной системы в основном только по размерам и форме. Длина их варьирует; нередко они в несколько раз короче нормальных клеток и значительно шире их. Иногда клетки вертикальной паренхимы в аномалиях или вблизи них сильно изогнуты.

Другой тип клеток, входящий в состав аномалий, — склереиды. Эти толстостенные клетки хорошо выявляются на продольных срезах древесины. На тангентальном сечении они имеют форму правильных многоугольников (рис. 2). При изучении поперечных срезов аномалий можно наблюдать, что склереиды слегка вытянуты в радиальном направлении. В наружных годичных слоях древесины они содержат очень осмиофильный, но живой протопласт. Расшифровка ультраструктуры их содержимого представляет еще бóльшую трудность, чем у аномальных клеток лучевой паренхимы. Отчетливо выделяются лишь крупные таниноносные вакуоли, занимающие значительную часть клеточной полости склереид.

Следует отметить, что склереиды были обнаружены нами и в лубяной части ствола карельской березы как вблизи камбия (рис. 1, *Г*, *Д*), так и на значительном удалении от него. Они встречаются в виде обособленных групп, насчитывающих до нескольких десятков клеток с сильно лигнифицированными оболочками. Хотя форма склереид луба весьма разнообразна, их можно отнести либо к брахисклереидам, либо к макросклереидам. В расположении склереид наблюдается выраженная приуроченность к сердцевинным лучам — они, как правило, всегда окружены тонкостенными клетками лучевой паренхимы луба, исключительно богатыми танинами. Таким образом, можно сказать, что склереиды луба являются производными лучевых инициалей. Из лучевых клеток камбия образуются, как выяснилось в процессе исследования, и склереиды древесины. Однако, несмотря на сходство в генезисе, морфологии и ультрастуктуре, склереиды луба и древесины между собой никак не связаны. Склереиды в древесине встречаются крайне редко, в то время как для лубяной ткани карельской березы они весьма обычны.

Среди всех типов клеток аномальных скоплений, пожалуй, наибольший интерес представляют паренхимные клетки без вторичных оболочек. Их существование в древесине среди клеток с развитым вторичным утолщением оболочки кажется более чем удивительным. Светооптическое изучение аномалий древесины дает основание предполагать, что это не живые клетки, а пространства между клеточными оболочками паренхимных элементов, заполненные аморфными веществами. Однако при исследовании под электронным микроскопом легко убедиться, что это вполне жизнеспособные клетки (рис. 4, *А*, см. вклейку). Они имеют набор органелл, типичный для паренхимных клеток, и по ультраструктурной организации содержимого более, чем все другие элементы аномального образования, близки к клеткам нормальной древесинной паренхимы.

В образцах узорчатой древесины карельской березы, фиксированных в августе 1974 г., такие тонкостенные полностью дифференцированные клетки имеют следующую ультраструктуру. Ядро неправильной формы, гомогенное, содержит плотное ядрышко (рис. 4, *А*, *Б*). В ядрышке обнаруживаются зоны пониженной электронной плотности, что весьма типично для нормальных паренхимных клеток древесины березы. Двумембранная оболочка ядра хорошо различима. В цитоплазме, главным образом в периферической ее части, располагаются элементы эндоплазматического ретикулума, представленные в виде длинных гранулярных цистерн. Митохондрии имеют обычное строение. Пластидный аппарат представлен лейкопластами. Встречаются диктиосомы, проявляющие весьма слабую активность. Гиалоплазма характеризуется довольно высокой плотностью; в значительном количестве в ней содержатся липидные капли. Вакуоли содержат темные включения. У части вакуолей включения заполняют весь их объем, у других они расположены в виде дискретных образований вдоль тонопласта (рис. 4, *Б*). Дискретные включения в вакуолях могут достигать больших размеров (10 мкм в диам.). Наконец, в тонкостенных клетках встречаются вакуоли с неоднородным осмиофильным содержимым, имеющие весьма неправильную форму. В периферической зоне цитоплазмы клеток паренхимы имеются микротрубочки. Клеточные оболочки пронизаны плазмодесмами, особенно многочисленными на тангентальных срезах.

С течением времени тонкостенные клетки могут отмирать и подвергаться облитерации.

Таким образом, все клетки аномалий наружных годичных слоев древесины карельской березы можно подразделить на клетки, имеющие живое содержимое (лучевая, в том числе тонкостенная, и вертикальная паренхима, каменистые клетки), и мертвые волокнистые трахеиды. Последние отличаются от паренхимных элементов наличием окаймленных пор, а от волокнистых трахеид нормальной древесины — наличием тонкозернистого содержимого, выявляющегося после фиксации перманганатом калия (рис. 3, *Г*, *Д*). Это содержимое представляет собой, очевидно, остатки содержимого вакуоли, которая после отмирания пристенного слоя цитоплазмы распространяется по всей клеточной полости. Тонкозернистые включения в полостях волокнистых трахеид аномалий образуются, вероятно, веществами фенольной природы, сохраняющимися в клетках после их отмирания. Сохранение вакуолярных фенолов можно объяснить тем, что дифференциация клеточных оболочек у аномальных трахеид заканчивается раньше, чем отмирает их протопласт. Кроме того, волокнистые трахеиды в аномальных скоплениях древесины окружены почти со всех сторон живыми клетками паренхимы, также препятствующими вымыванию трахеидального содержимого транспирационным током. В аномальных скоплениях трахеиды всегда значительно короче, имеют, как правило, изогнутую, неправильную форму. Кроме того, они отличаются от обычных волокнистых трахеид древесины березы некоторыми особенностями организации водопроводящих участков оболочки, прежде всего значительно большим числом пор. Так, в оболочках аномальных трахеид может насчитываться до пяти пор на поперечный срез клетки. Это объясняется, очевидно, значительно более частыми контактами аномальных трахеид с паренхимными клетками.

Обсуждение

Анализируя полученные данные по строению узорчатой древесины карельской березы и сопоставляя их с результатами исследований других авторов, можно сделать некоторые обобщения.

Аномальные образования в узорчатой древесине карельской березы представляют собой скопления ксилемных элементов, неоднородных по форме, размерам и ультраструктуре содержимого. Основную массу аномалий, как справедливо отмечали Н. О. Соколов (1948), А. Я. Любавская (1975) и некоторые другие исследователи, составляют видоизмененные клетки лучевой паренхимы. Однако, кроме них, в образовании аномалий древесины принимают участие и клетки иного типа. Прежде всего это склереиды. На присутствие склереид указывали также Соколов (1948), Т. Руден (Ruden, 1954) и А. С. Яблоков (1962), описывая их как «заросшие в древесину каменистые клетки луба». Как показали исследования, каменистые клетки в древесине карельской березы дифференцируются в основном из ксилемных лучевых производных камбия и, следовательно, не должны рассматриваться как элементы луба.

Одной из удивительных особенностей аномальных скоплений узорчатой древесины является наличие в них паренхимных клеток, лишенных вторичного утолщения оболочки. Присутствие их в древесине карельской березы удалось установить впервые благодаря применению электронного микроскопа.

В формировании аномалий узорчатой древесины принимают участие волокнистые трахеиды, которые, как отмечено ранее Любавской (1969,

1975) и подтверждено данными наших исследований, заметно изменяют здесь свою форму и размеры. Более детальное изучение этих клеток позволило заключить, что изменения в значительной степени затрагивают и структуру их оболочек (увеличение числа пор), и содержимое (сохранение танинов).

Клетки аномальных образований в древесине карельской березы отличаются от аналогичных клеток нормальной древесины березы по форме, размерам, а также по структуре отдельных слоев вторичного утолщения оболочки.

Анализ содержимого паренхимных клеток аномалий в наружных годичных слоях древесины показал, что эти клетки содержат живой протопласт. Об этом свидетельствуют наличие в них вполне жизнеспособных органелл и накопление ими запасных питательных веществ. Тем самым полученные нами данные расходятся с выводами Э. А. Дреймана (1974), изучавшего аномальные образования в древесине четырехлетних карельских берез, который считал, что большинство паренхимных клеток аномалий не имеет живого содержимого.

Темная окраска паренхимных клеток аномальных скоплений обусловлена прежде всего присутствием в них большого количества танинов, заключенных в вакуоли. Известно, что у березы повислой в норме танины сосредоточены главным образом в клетках лубяной паренхимы. Например, во внутренней части вторичной флоэмы содержится до 12% танинов (Щепотьев, Павленко, 1975). Изучение нормальной древесинной паренхимы у березы повислой позволило установить, что вакуоли с электронноплотными аморфными включениями (танинами) весьма характерны и для этих клеток в летне-осеннее время (Барильская, 1977). В клетках древесинной паренхимы карельской березы танины в вакуолярной системе содержатся в несравненно большем количестве и обнаруживаются в любое время года. Согласно исследованиям ряда авторов (Jurasek, 1957; Gagnon, 1967; Малышева, 1971, 1976), появление подобных образований («ядровых веществ») в клетках древесинной паренхимы связано с реакцией цитоплазмы на воздействие внешних факторов, таких как ранение древесины, инфицирование ее микроорганизмами, в том числе поражение микозом. Одним из проявлений этой реакции является повышение проницаемости тонопласта для полифенолоксидаз, поступление которых в вакуоли в норме не происходит. Диспергированные в вакуолях полифенолы, по мнению указанных авторов, переходят под действием этих ферментов в окисленное состояние, образуя при этом коацерватные капли или, как их чаще называют, ядровые вещества. Если исходить из данной концепции, то напрашивается вывод, что у карельской березы наблюдается изменение метаболизма в ответ на воздействие факторов извне. Однако достоверно судить о природе этих факторов, основываясь только на данных анатомического анализа, довольно трудно.

В некоторых образцах узорчатой древесины среди аномальных скоплений паренхимы нами были обнаружены агрегаты клеток, идентичные клеткам луба. Это дает нам основание присоединиться к мнению ряда исследователей (Pechmann, 1961; Алексеева, 1962а, б, 1964; Johnsson, 1974; Дрейман, 1974, и др.) о возможности зарастания участков луба в древесину карельской березы. Вместе с тем мы не вправе согласиться с мнением, что характерный рисунок этой древесины создается именно заросшими участками лубяной ткани, поскольку их доля в общей массе аномальных скоплений незначительна. Кроме того, нами не обнаружены какие-либо изолирующие слои, например из отмерших клеток камбия или пробки, между клетками заросшего луба и древесиной. Это представляет собой интересный случай непосредственного контакта клеток вторичной ксилемы и вторичной флоэмы.

Заключение

Результаты светооптического и электронномикроскопического анализа узорчатой древесины карельской березы свидетельствуют о том, что специфический рисунок этой древесины создается в основном большими скоплениями паренхимной ткани, неоднородной по структуре клеток. Основными компонентами, образующими подобные скопления, являются клетки лучевой паренхимы, склереиды, клетки без вторичного утолщения оболочки и клетки аксиальной паренхимы. Кроме них, в образовании своеобразной текстуры древесины принимают участие и волокнистые трахеиды, форма и размеры которых сильно изменены по сравнению с нормой. Сосуды встречаются крайне редко. В вакуолярной системе клеток аномальных скоплений древесинной паренхимы отмечена высокая концентрация фенольных соединений, сохраняющаяся на протяжении всего годичного цикла, что является, по-видимому, следствием изменения у растения характера метаболических процессов. Бо́льшая часть паренхимных клеток аномалий в наружных годичных слоях узорчатой древесины карельской березы имеет жизнеспособный протопласт. Клетки аномальных скоплений в древесине карельской березы — представляют собой ксилемные производные камбия, главным образом его лучевых инициалей. Зарастание участков луба в древесину наблюдается редко.

Формирование специфической текстуры древесины карельской березы, по нашему мнению, контролируется деятельностью апикальных меристем.

Автор приносит глубокую благодарность А. Е. Васильеву за ценные советы и замечания, сделанные при подготовке рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева А. И. (1962а). Диагностические признаки древесины карельской березы. Изв. вузов. Лесн. ж., 3. — Алексеева А. И. (1962б). Особенности анатомического строения древесины карельской березы (*Betula verrucosa* f. *carelica* Soc.). Науч. докл. высш. шк., Биол. науки, 1. — Алексеева А. И (1964). Отличие анатомического строения древесины карельской березы от строения древесины березы бородавчатой. Тр. Всес. заочн. лесотехн. инст., 8. — Барильская Л. А. (1976). Ультраструктура клеток древесинной паренхимы *Betula pendula* Roth. В кн.: Биологические проблемы Севера, Тез. VII симпоз. Петрозаводск. — Барильская Л. А. (1977). Особенности строения древесины *Betula pendula* Roth. В кн.: Пути адаптации растений при интродукции на Севере. Петрозаводск. — Васильев А. Е. (1972). Проблемы эндоцитоза и автофагии в растительной клетке. В кн.: Ультраструктура растительных клеток. Петрозаводск. — Данилова М. Ф. (1974). Структурные основы поглощения веществ корнем. — Дрейман Э. А. (1974). Некоторые количественные данные строения древесины 4-летних карельских и бородавчатых берез. Тр. Латв. с.-х. акад., вып. 82. — Любавская А. Я. (1969). Селекция и интродукция карельской березы. Автореф. докт. дис. М. — Любавская А. Я. (1975). Карельская береза и ее место в системе рода *Betula*. Тр. Инст. экол. раст. и животных УНЦ АН СССР, вып. 91. — Малышева О. Н. (1971). Реакция живых клеток древесины березы на поражение ее дереворазрушающими грибами. Автореф. канд. дис. Л. — Малышева О. Н. (1976). Образование ядровых веществ в древесине березы при ее поранении и поражении грибами. Изв. вузов. Лесн. ж., 2. — Соколов Н. О. (1948). Некоторые особенности анатомического строения древесины карельской березы. Тр. ЛТА им. С. М. Кирова, 64. — Щепотьев Ф. Л., Ф. А. Павленко. (1975). Разведение быстрорастущих древесных пород. — Яблоков А. С. (1962). Селекция древесных пород. — Gagnon C. (1967). Polyphenols and discoloration in the elm disease investigated by histochemical techniques. Can. J. Bot., 45 : 2119—2124. — Johnsson H. (1974). Genetic characteristics of *Betula verrucosa* Ehrh. and *B. pubescens* Ehrh. Analiza šumarstvo, 6 : 91—133. — Jurasek L. (1957). Vznik jadrovych latek v bukovem dreve. Drevarsky vyscum, 2. — Lindquist B. (1951). Forstgenetik in der schwedischen Waldbaupraxis. — Pechmann von H. (1961). Die Struktur des Holzes als Qualitätsmerkmal. Allgem. Forstzeitschr., 40/41 : 567—571. — Ruden T. (1954). Om valbjørk og endel andre unormale veddannelser hos bjørk. Medd. F. Det norske Skogforsøksv, 43 : 451—505.

Институт леса
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 5 IX 1977.

SUMMARY

The data on the light optical and electron microscopic investigation of decorative wood of Karelian birch are presented. An attempt is made to solve the problem of the histological nature of its texture using modern methods of study.

УДК 581.19 : 581.3 : 633.527.2

В. Ф. Семихов, О. А. Калистратова, Л. П. Арефьева

О БИОХИМИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ ТРИБЫ *STIPEAE (POACEAE)*

V. F. SEMIKHOV, O. A. KALISTRATOVA, L. P. AREFJEVA.
BIOCHEMICAL EVOLUTION OF THE TRIBE *STIPEAE* (*POACEAE*)

Исследовали белковый комплекс, аминокислотный состав семян и проламиновой фракции белка некоторых видов родов *Stipa*, *Piptatherum*, *Achnatherum*, *Milium*, *Dichelachne*, *Arrhenatherum*, *Aristida* и *Danthonia* с тем, чтобы с позиций эволюционной биохимии оценить эволюционную подвинутость и правомочность включения тех или иных родов в трибу *Stipeae*. Установлены исключительно низкая подвинутость и отсутствие биохимической специализации у родов *Stipa*, *Achnatherum* и *Piptatherum*. Данные по аминокислотному составу свидетельствуют о большей близости *Milium* и *Dichelachne* к *Aveneae*, чем к *Stipeae*, но *Avena* и *Stipa* имеют заметное сходство по этим показателям. *Aristida* и *Danthonia* характеризуются резко отличающимся от *Stipeae* и *Aveneae* аминокислотным составом семян и проламиновой фракции.

Триба *Stipeae*[1] — одна из самых крупных в семействе злаковых. Род *Stipa* является характерным для степей и прерий, для равнин умеренного пояса вообще (Проханов, 1965; Stebbins, 1975). Однако эта большая триба остается практически не изученной с позиций эволюционной биохимии. В нашей работе сделана попытка восполнить этот пробел. Помимо семян рода *Stipa*, были исследованы семена тех родов, которые включаются разными авторами в трибу *Stipeae*. Так, род *Piptatherum* Beauv. (*Orysopsis* Michx.) С. А. Невский (1937), Р. Пильгер (Pilger, 1954) и Н. Н. Цвелев (1975) относят к трибе *Stipeae*, хотя А. Прат (Prat, 1960) помещает его в трибу *Agrostideae*. Род *Milium* L. включен Пильгером (Pilger, 1954) и Пратом (Prat, 1960) в трибу *Stipeae*, Цвелев (1975) относит этот род к трибе *Aveneae*. Род *Aristida* L. Невский (1937) включал в трибу *Stipeae*. Невский (1937), а позже Цвелев (1975) высказали мнение о том, что трибы *Stipeae* и *Danthonieae* очень близки, при этом, по мнению Невского (1937), триба *Danthonieae* является предшественником *Stipeae*. В связи с этим мы исследовали семена рода *Danthonia* Lam. et DC.; для сравнения изучались также представители родов *Dichelachne* (*Stipeae*) и *Achnatherum* (*Aveneae*).

Представляется интересным оценить эволюционную подвинутость указанных родов и правомочность включения их в трибу *Stipeae* по данным эволюционной биохимии.

Материал и методика

Исследовались белковый комплекс, аминокислотный состав семян и их проламиновой фракции. В исследованиях были использованы семена экспедиционных сборов, полученные от В. Г. Танфильева (Ставропольский ботанический сад), Н. Б. Белянинои и Г. М. Проскуряковой (Главный ботанический сад АН СССР) и от Г. Е. Коннера (Conner, Новая Зеландия), которым авторы выражают искреннюю благодарность.

---

[1] Латинские названия растений уточнены «по „Своду дополнений и изменений к Флоре СССР“ (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973).

Методика исследований состояла в следующем: семена освобождались от оболочек и тщательно размалывались на мельнице КМ-1 (ГДР), исключающей нагрев, с тониной помола 0.25 мм и менее. Для фракционирования белка навески (1 г) в двух повторностях последовательно четырехкратно экстрагировали по 20 мин 10% NaCl, 72% (по объему) этанолом и 5 раз раствором NaOH при повышении концентрации от 0.8 до 2.0% (5-я экстракция). Альбумины отделяли от глобулинов методом диализа солевого экстракта, используя дистиллированную, а в конце диализа — бидистиллированную воду. Небелковый азот определяли в супернатанте солевого экстракта после осаждения белка 7% (конечная концентрация) ТХУ в течение ночи и последующего центрифугирования при 15000 *g*. Как показали специальные исследования (Соколов и др., 1975а, б, 1976), при таких условиях подготовки материала и методе фракционирования достигаются достаточно полное извлечение соответствующих белковых фракций и вполне удовлетворительное воспроизведение данных.

Для исследования аминокислотного состава семян навески 150 мг в двух повторностях помещали в колбы ККНШ-29 на 250 мл, заливали 75 мл 6n HCl особой чистоты. Гидролиз проводили в течение 24 час. при 110° С в токе азота особой чистоты. Техника гидролиза была такой, как она изложена в работе Голенкова и Гильзина (1971). Для исследования аминокислотного состава проламиновой фракции использовали следующую методику: спиртовой раствор проламинов переносили количественно в колбы типа ККНШ-29 емкостью 250 мл; под вакуумом в атмосфере азота особой чистоты при температуре не более 45° С отгоняли жидкость досуха. К остатку в колбе приливали 6n HCl в отношении 1 : 1000 и подвергали гидролизу в тех же условиях, что и семена.

После отгонки соляной кислоты гидролизаты семян и проламиновой фракции переносили количественно буфером pH 2.2 в центрифужные пробирки и центрифугировали в течение 20 мин при 10 000 *g*. Надосадочную жидкость переносили в мерную колбу емкостью 50 мл, и остаточный воздух эвакуировали азотом. В приготовленных таким образом гидролизатах определяли содержание азота и аминокислотный состав. Осадок (негидролизованный остаток) переносили водой из центрифужных пробирок в колбу Кельдаля и сжигали для определения азота негидролизованного остатка. Содержание азота в белковых фракциях, гидролизатах и негидролизованных остатках определяли феноловым методом. При данном методе гидролиза азот негидролизованного остатка составлял 3—4% от общего азота гидролизуемого материала. Все исследования, включая приготовление реактивов, проводили на бидистиллированной воде. Аминокислотный состав исследовали на анализаторе типа JLC-6 АН с использованием интегратора модели ДК при обсчете площадей пиков.

Для оценки сходства или различия между таксонами по аминокислотному составу были вычислены следующие показатели: а) точность работы прибора; б) ошибка средней арифметической; в) значения критерия Стьюдента для тех аминокислот, содержание которых наиболее отличается у исследованных родов. Все методы математической статистики взяты из книги Зайцева (1973). Для оценки точности опыта и тот же гидролизат семян *Agropyron glaucum* 10 раз пропускали через прибор. Данные для каждой аминокислоты обработаны математически по формуле

$$P = \frac{m_M}{M} \cdot 100\%,$$

где P — показатель точности опыта, M — средняя арифметическая, m_M — ошибка средней арифметической.

Для большинства аминокислот $P = 0.22—1.33\%$, для гистидина — 2.40% и цистина — 5.0%. Точность опыта считается удовлетворительной при $P \leqslant 5\%$. Таким образом, определенная нами для всех аминокислот точность опыта является удовлетворительной.

Ошибку средней арифметической m_M вычисляли по формуле

$$m_M = \sqrt{\frac{\Sigma (x - M)^2}{N (N - 1)}},$$

где $\Sigma (x—M)^2$ — сумма квадратов отклонений вариант от средней арифметической, N — объем выборки.

Критерий Стьюдента t вычисляли по формуле

$$t = (M_1 - M_2) \sqrt{\frac{1 - \frac{2}{N_1 + N_2}}{\frac{\sigma_1^2}{N_2} + \frac{\sigma_2^2}{N_1}}},$$

где M_1 и M_2 — сравниваемые средние арифметические, σ_1 и σ_2 — дисперсии сравниваемых выборок, N_1 и N_2 — их объемы.

Надо отметить, что критерий Стьюдента дает лишь качественную оценку, т. е. показывает, имеет место различие или нет, и не характеризует степени различия между таксонами. Например, согласно критерию Стьюдента, по содержанию аргинина семена *Arrhenatherum* и *Danthonia* отличаются от *Stipa* (табл. 7, 8 — см. ниже). Однако с точки зрения биолога эти различия разномасштабны, поскольку в семенах *Danthonia* аргинина находится почти в 4 раза меньше, чем у *Stipa*, и в 2.5 раза меньше, чем в семенах *Arrhenatherum*. В связи с этим возможность использования критерия Стьюдента для характеристики систематических отношений весьма ограничена.

Для характеристики биохимической эволюции трибы *Stipeae* были использованы данные по белковому комплексу семян, на основе которых вычислены следующие показатели: показатель эволюционной подвинутости Ae (Колобкова, 1969; Благовещенский, 1972); индекс биохимической специализации Is (Семихов, 1974) и показатель прогрессивной эволюции Ap (Семихов и др., 1975a).

Результаты исследований

Фракционный состав белкового комплекса семян исследованных видов представлен в табл. 1, 2.

ТАБЛИЦА 1

Фракционный состав белка семян рода *Stipa* (в % от белкового азота семян)

Вид	Альбумины	Глобулины	Проламины	Глютелины	Остаток	Сумма	Небелковый азот (в % от общего азота семян)
Stipa zalesskii Wilensky et Grossheim	2.3	5.4	2.9	85.7	3.7	100	3.5
S. dasyphylla (Lindem.) Trautv.	2.7	4.6	2.5	84.2	6.0	100	3.1
S. ovczinnikovii Roshev.	3.1	5.6	1.5	87.2	2.6	100	2.4
S. capillata L.	3.2	3.1	2.9	86.5	4.3	100	1.6
S. pennata L.	2.1	5.2	2.2	85.7	4.8	100	2.5
S. joannis Čelak.	2.1	5.6	1.1	84.8	6.4	100	2.7
S. lessingiana Trin. et Rupr.	3.1	4.0	1.4	86.7	4.8	100	2.0
S. pulcherrima C. Koch	1.5	4.3	1.2	88.9	4.1	100	2.6
S. richteriana Kar. et Kir.	2.1	4.2	0.7	83.5	9.5	100	2.3
S. stenophylla Czern. ex Zalesski	1.4	4.2	1.2	89.6	3.6	100	3.4
S. sibirica (L.) Lam.	1.6	2.6	1.2	85.8	8.8	100	1.4
S. viridula Trin.	0.8	1.6	2.1	90.8	4.7	100	1.4

ТАБЛИЦА 2

Фракционный состав белка семян некоторых родов (в % от белкового азота семян)

Вид	Альбумины	Глобулины	Проламины	Глютелины	Остаток	Сумма	Небелковый азот (в % от общего азота семян)
Piptatherum paradoxum Beauv.	1.2	2.4	1.3	85.0	10.1	100	1.7
P. miliaceum Fourn.	2.5	2.6	0.4	63.7	30.8	100	2.3
P. latifolium (Roshev.) Nevski	2.9	6.3	4.4	74.0	12.4	100	1.5
P. holciforme (Bieb.) Roem.	2.4	5.1	1.0	78.3	13.2	100	1.0
P. virescens (Trin.) Boiss.	1.8	2.3	1.4	79.1	15.4	100	2.0
Achnatherum splendens (Trin.) Nevski	2.2	4.9	1.1	77.0	14.8	100	4.0
Dichelachne crinita Hook.	4.4	3.7	18.1	70.3	3.5	100	7.1
Milium vernale Bieb.	4.3	4.4	14.8	50.4	26.1	100	4.2
Aristida adscensionis Linn.	4.6	6.5	26.1	20.4	42.4	100	4.2
Danthonia decumbens DC.	2.6	3.6	26.4	16.3	51.1	100	2.0

Белковый комплекс семян рода *Stipa* характеризуется исключительной стабильностью. Суммарное содержание легкорастворимых белков, альбуминов и глобулинов у 12 исследованных видов *Stipa*, семена которых были собраны в разные годы и в совершенно разных эколого-географических зонах, колеблется от 2.4 (*S. viridula*) до 8.7% (*S. ovczinnikovii*); содержание проламинов — от 0.7 (*S. richteriana*) до 2.9% (*S. capillata*); глютелинов — от 83.5 (*S. richteriana*) до 90.8% (*S. viridula*). Такая же стабильность состава белкового комплекса у злаков наблюдалась еще только в роде *Sorghum* (Семихов, 1972, 1974). Среди фракций преобладают труднорастворимые высокомолекулярные белки-глютелины, составляющие до 90% от суммы белкового комплекса, на фоне очень низкого содержания неэкстрагируемого остатка (2.6—9.5%). Такой состав белкового комплекса, как у *Stipa*, является уникальным для изученных до сих пор родов семейства злаковых.

Фракционный состав белка семян родов *Piptatherum* и *Achnatherum* очень близок к фракционному составу *Stipa*, т. е. также констатируется очень низкое суммарное содержание альбуминов и глобулинов (3.6—9.2%), проламинов (0.4—4.4%), но исключительно высокое — глютелинов (63.7—85.0%). Вместе с тем белковый комплекс этих двух родов характеризуется более высоким, чем у *Stipa*, количеством неэкстрагируемого остатка (10.1—30.8%).

По характеристике белкового комплекса *Dichelachne crinita* и *Milium vernale* близки к указанным родам. Однако существенным отличием белкового комплекса этих видов является наличие заметного количества специфических белков, проламинов (18.1 и 14.8% соответственно). Надо также отметить, что семена *Dichelachne crinita* исключительно высокомасличны (по нашим данным, содержание жира составляет около 55% от воздушно-сухого веса семян).

Белковые комплексы *Aristida adscensionis* и *Danthonia decumbens* существенно отличаются от белковых комплексов вышерассмотренных родов, в особенности по содержанию проламинов, глютелинов и неэкстрагируемого остатка. Содержание неэкстрагируемого остатка у этих видов составляет 42.2 (*A. adscensionis*) и 51.1% (*D. decumbens*), содержание глютелинов — только 20.4 и 16.3% соответственно.

В связи с развиваемыми А. В. Благовещенским (1966, 1972) представлениями об эволюции белка семян растений и о возможности оценки на этой основе филогенетического положения таксонов был выработан показатель эволюционной подвинутости Ae (Колобкова, 1969)

$$\mathrm{Ae} = \frac{N\ \text{альбуминов} + N\ \text{глобулинов} + N\ \text{проламинов}}{N\ \text{глютелинов} + N\ \text{остатка}}.$$

Мы считаем, что коэффициент Ae отражает общую биохимическую эволюцию белков и для лучшего понимания процесса биохимической эволюции его необходимо расчленить (интерпретируя соответствующим образом компоненты белкового комплекса) на прогрессивное направление и направление в сторону биохимической специализации. Показателем биохимической специализации Is является уровень накопления проламинов, специфичных белков злаков, которые по развиваемым нами представлениям (Семихов, 1973, 1974) обеспечивают лучшее приспособление к ограниченным факторам среды, но сужают потенциальные возможности изменения белкового комплекса в сторону резких изменений энергетических возможностей по пути прогрессивной эволюции.

$$\mathrm{Is} = \frac{N\ \text{проламинов}}{N\ \text{альбуминов} + N\ \text{глобулинов} + N\ \text{проламинов} + N\ \text{глютелинов} + N\ \text{остатка}}.$$

Степень прогрессивной эволюции выражается коэффициентом Ap (Семихов и др., 1975б), отражающим уровень накопления универсальных для всех организмов белков, альбуминов и глобулинов,

$$\mathrm{Ap} = \frac{N\ \text{альбуминов} + N\ \text{глобулинов}}{N\ \text{альбуминов} + N\ \text{глобулинов} + N\ \text{проламинов} + N\ \text{глютелинов} + N\ \text{остатка}}.$$

Исследованные нами виды рода *Stipa* характеризуются исключительно низкой эволюционной подвинутостью (по Ae и Ap) и биохимически неспециализированы (по Is) (табл. 3). Такая низкая подвинутость по Ae является уникальной для исследованных до сих пор родов фестукоидных злаков. Многие специалисты в области систематики считают род *Stipa* очень древним. Н. П. Авдулов (1931) относил *Stipa* и *Orysopsis* (*Piptatherum*) к формам реликтовым или во всяком случае очень близким к истокам семейства злаковых. Р. Ю. Рожевиц (1946) отмечал, что мелкие хромосомы, сложные крахмальные зерна и наличие трех цветочных пленок заставляют рассматривать *Stipeae* как весьма древнюю трибу. Цвелев (1969) считает, что *Stipeae*, возможно, не уступает трибам *Andropogoneae*, *Paniceae* и *Cynodonteae* по архаичности. Наши данные находятся в согласии с позициями указанных авторов. Кроме того, именно среди *Paniceae* (роды *Panicum*, *Setaria*), *Andropogoneae* (*Sorghum*, *Andropogon*) мы находим виды со столь же низкой подвинутостью, что и у *Stipa* (Семихов, 1972, 1974).

Такой же низкой подвинутостью (по Ae и Ap) и отсутствием биохимической специализации (по Is) характеризуются исследованные виды родов *Piptatherum* и *Achnatherum* (табл. 4).

Dichelachne crinita, *Milium vernale*, *Aristida adscensionis*, *Danthonia decumbens* характеризуются более высокой эволюционной подвинутостью в основном за счет биохимической специализации (по Is).

В целях уточнения систематического положения этих родов мы исследовали аминокислотный состав семян и проламиновой фракции белков у различных видов. Эти показатели используются в целях систематики злаков в ряде работ (Taira, 1962, 1968; Семихов и др., 1975а, б; Watson, Creaser, 1975). Как нами установлено ранее, на примере родов *Festuca*, *Poa*, *Brachypodium*, *Bromus*, *Aegilops*, *Elymus*, *Agropyron* (Семихов и др., 1975а, б; Цицин, Семихов, 1977) аминокислотный состав семян внутри рода довольно стабилен. Это мы можем видеть и на примере *Stipa* (табл. 5) и *Piptatherum* (табл. 6).

Тем не менее внутри каждого рода между видами имеются колебания по содержанию отдельных аминокислот. Например, *S. sibirica* (табл. 5) отличается от других видов более высоким содержанием фенилаланина и

ТАБЛИЦА 3

Показатели эволюции белкового комплекса семян рода *Stipa*

Вид	Ae	Ap	Is
Stipa zalesskii	0.12	0.08	0.03
S. dasyphylla	0.11	0.07	0.03
S. ovczinnikovii	0.11	0.09	0.02
S. capillata	0.10	0.06	0.03
S. pennata	0.10	0.07	0.02
S. joannis	0.10	0.07	0.01
S. lessingiana	0.09	0.07	0.01
S. pulcherrima	0.08	0.06	0.01
S. richteriana	0.07	0.06	0.01
S. stenophylla	0.06	0.06	0.01
S. sibirica	0.05	0.04	0.01
S. viridula	0.05	0.02	0.02

ТАБЛИЦА 4

Показатели эволюции белкового комплекса семян некоторых родов

Вид	Ae	Ap	Is
Piptatherum latifolium	0.16	0.09	0.04
P. holciforme	0.09	0.08	0.01
P. virescens	0.06	0.04	0.01
P. miliaceum	0.06	0.05	0.04
P. paradoxum	0.05	0.04	0.01
Achnatherum splendens	0.09	0.07	0.01
Dichelachne crinita	0.35	0.08	0.18
Milium vernale	0.31	0.09	0.15
Aristida adscensionis	0.59	0.11	0.26
Danthonia decumbens	0.48	0.06	0.26

аланина, более низким — аргинина, *S. badachschanica* имеет более низкое содержание глютаминовой кислоты и более высокое содержание лизина. Это варьирование носит весьма ограниченный характер, если принять во внимание, что семена представленных в табл. 5 и 6 видов *Stipa* и *Piptatherum* собирали в разных почвенно-климатических зонах и анализировали в период 1973—1976 гг. по мере поступления материала. Поэтому мы считаем, что с точки зрения использования аминокислотного состава семян в качестве систематического признака при определении степени сходства таксонов более правомочно брать средние данные по аминокислотному составу сравниваемых таксонов, не учитывая максимальных отклонений от среднего содержания той или иной аминокислоты. Эти отклонения внутри рассматриваемого такс на (вид, род, триба) могут отражать влияние погодных условий вегетации, географию и экологию, биохимическую эволюцию внутри таксона, гибридогенную природу конкретного образца.

В табл. 7 представлены данные по аминокислотному составу семян исследованных родов, в табл. 8 — значения критерия Стьюдента для аминокислот, по которым отмечены наиболее заметные различия между родами.

По аминокислотному составу семян роды *Stipa*, *Achnatherum* и *Piptatherum* очень близки между собой. Различия между *Stipa* и *Achnatherum* отмечены лишь по лейцину, а между *Stipa* и *Piptatherum* — по аргинину, аспарагиновой кислоте, лейцину и тирозину, однако имеющиеся различия невелики и составляют 0.7—1 г на 100 г (табл. 7).

У других исследованных родов отличие от рода *Stipa* увеличивается, что заметно по возрастанию числа отличающихся аминокислот и по величине самих различий. Семена *Milium* различаются по содержанию аргинина, аспарагиновой кислоты, пролина, лейцина, тирозина и фенил-

ТАБЛИЦА 5

Аминокислотный состав семян рода *Stipa* (в г на 100 г обнаруженных аминокислот)

Аминокислота	Вид												
	S. zalesskii	*S. dasyphylla*	*S. ovczinnikovii*	*S. capillata*	*S. pennata*	*S. lessingiana*	*S. pulcherrima*	*S. richteriana*	*S. stenophylla*	*S. sibirica*	*S. viridula*	*S. badachschanica*	$\pm tm_M$*
Лизин	3.7	3.3	3.5	3.0	3.2	3.6	3.6	3.4	3.5	3.0	3.2	4.4	0.34
Гистидин	2.3	2.0	2.2	2.2	1.8	2.4	2.3	2.2	2.4	2.1	2.0	2.6	0.16
Аммиак	2.2	1.8	2.1	1.8	2.0	2.1	1.8	2.0	1.8	1.6	1.8	2.2	0.16
Аргинин	9.8	10.0	10.2	10.7	10.0	10.1	10.3	10.1	10.5	9.2	10.0	10.4	0.29
Аспарагиновая кислота	10.0	9.2	8.6	9.5	9.6	9.1	9.6	9.2	9.5	8.8	9.2	9.4	0.23
Треонин	3.3	3.6	3.3	3.5	3.7	3.2	3.5	3.4	3.2	3.5	3.5	3.8	0.13
Серин	3.7	4.0	3.5	4.3	4.2	3.4	4.1	3.7	3.7	4.3	4.0	4.2	0.23
Глютаминовая кислота	21.3	19.3	21.8	21.2	19.4	21.5	21.1	21.4	21.4	21.9	22.2	17.4	1.04
Пролин	4.3	4.3	4.4	4.4	4.7	4.4	4.5	5.0	4.7	5.0	4.5	4.8	0.18
Глицин	4.3	4.2	4.5	4.6	4.2	4.4	4.5	4.4	4.4	4.2	4.4	4.8	0.13
Аланин	5.6	5.3	5.5	5.6	5.4	5.4	5.4	5.4	5.5	6.2	5.6	5.6	0.18
Цистин	1.4	1.4	1.5	1.6	1.8	1.3	1.2	1.4	1.0	1.2	1.3	1.0	0.18
Валин	5.5	5.5	5.3	5.4	5.5	5.4	5.7	5.6	5.9	5.4	5.6	5.8	0.13
Метионин	1.9	2.3	1.9	2.0	2.4	2.1	2.0	2.3	1.9	2.0	2.0	2.3	0.13
Изолейцин	3.6	3.7	3.8	3.8	3.5	4.0	3.6	3.9	3.6	4.1	3.7	4.2	0.29
Лейцин	8.1	7.9	8.6	7.6	8.3	8.3	8.0	8.0	8.1	7.6	8.1	8.2	0.21
Тирозин	4.7	5.0	5.2	5.3	4.2	5.0	4.7	5.0	4.6	4.3	4.8	4.7	0.26
Фенилаланин	4.1	4.6	4.2	4.3	4.4	4.4	4.6	4.6	4.5	6.1	4.5	4.7	0.39

---

* При уровне значимости 0,01.

ТАБЛИЦА 6

Аминокислотный состав семян рода *Piptatherum* (в г на 100 г обнаруженных аминокислот)

Аминокислота	Вид					
	P. latifolium	*P. holciforme*	*P. virescens*	*P. miliaceum*	*P. paradoxum*	$\pm tm_M$*
Лизин	3.5	3.3	3.6	3.6	3.1	0.26
Гистидин	2.2	2.3	2.6	2.3	2.3	0.18
Аммиак	1.9	1.8	2.1	2.4	1.9	0.29
Аргинин	8.8	8.5	9.7	9.2	9.5	0.57
Аспарагиновая кислота	8.6	8.5	8.8	8.6	8.3	0.21
Треонин	3.5	3.5	3.7	3.7	3.5	0.13
Серин	4.3	4.2	4.2	4.3	4.0	0.13
Глютаминовая кислота	22.2	22.7	21.1	20.9	21.8	0.88
Пролин	4.8	5.0	4.7	5.4	5.4	0.39
Глицин	4.6	4.3	4.7	4.8	4.4	0.23
Аланин	5.4	5.3	5.4	5.9	5.4	0.88
Цистин	1.6	1.4	1.2	1.0	1.2	0.91
Валин	5.5	5.4	5.2	5.0	5.5	0.26
Метионин	2.0	2.0	2.5	2.0	2.2	0.26
Изолейцин	4.2	4.1	4.1	4.1	3.8	0.18
Лейцин	7.0	7.2	7.5	7.7	7.2	0.36
Тирозин	4.5	4.5	4.9	4.0	4.3	0.39
Фенилаланин	5.1	5.2	6.0	5.9	5.2	0.49

* При уровне значимости 0.01.

аланина (6 аминокислот); семена *Arrhenatherum* — по содержанию лизина, аргинина, аспарагиновой кислоты, пролина, глицина, тирозина (6 аминокислот); семена *Dichelachne* — по содержанию аргинина, аспарагиновой и глютаминовой кислот, пролина, аланина, лейцина, тирозина и фенил-

ТАБЛИЦА 7

Аминокислотный состав семян исследованных родов (средние данные, в г на 100 г обнаруженных аминокислот)

Аминокислота	Род									
	Stipa	*Achnatherum*	*Piptatherum*	*Milium*	*Arrhenatherum*	*Avena* *	*Dichelachne*	*Phalaris* **	*Aristida* ***	*Danthonia*
	количество исследованных видов									
	12	1	5	1	1	11	1	4	2	1
Лизин	3.5	3.9	3.4	4.3	4.5	3.8	3.4	2.7	1.4	1.1
Гистидин	2.2	2.0	2.3	2.4	2.4	2.2	2.1	2.2	1.7	1.8
Аммиак	1.9	2.0	2.0	2.3	2.5	2.7	2.0	2.5	—	2.0
Аргинин	10.1	9.4	9.1	7.8	7.1	6.7	7.4	7.0	2.3	2.6
Аспарагиновая к-та	9.3	9.0	8.6	8.1	8.4	8.3	7.5	6.4	4.6	4.5
Треонин	3.5	3.6	3.6	3.4	3.5	3.3	2.9	2.6	3.1	3.7
Серин	3.9	4.4	4.2	4.0	4.6	4.2	3.9	3.9	4.6	4.6
Глютаминовая к-та	20.8	20.8	21.7	22.2	21.0	22.6	26.0	29.2	29.9	31.9
Пролин	4.6	5.6	5.0	5.7	5.3	6.1	5.4	6.4	9.1	5.2
Глицин	4.4	4.7	4.6	4.7	5.1	4.9	4.5	3.6	5.0	3.1
Аланин	5.5	5.3	5.5	5.0	5.1	4.7	4.7	4.7	9.2	6.6
Цистин	1.3	1.0	1.3	1.0	2.5	2.3	2.1	1.9	0.6	1.4
Валин	5.6	5.7	5.3	5.9	5.1	5.5	5.2	5.1	5.7	5.4
Метионин	2.1	1.9	2.1	1.8	2.1	2.9	1.4	1.6	1.8	2.4
Изолейцин	3.8	3.9	4.1	3.9	4.3	3.9	3.6	4.3	4.4	4.2
Лейцин	8.1	7.0	7.3	7.1	7.7	7.3	7.2	7.6	11.2	10.6
Тирозин	4.8	4.4	4.4	3.3	3.8	3.3	3.3	3.2	2.2	4.1
Фенилаланин	4.6	5.2	5.5	6.6	5.0	5.3	6.3	5.8	3.5	4.9

* По данным Померанца (Pomeranz et al., 1973).
** По данным Семихова и Калистратовой (1977).
*** По данным Гильйоне (Ghiglione et al., 1975).

ТАБЛИЦА 8

Значения критерия Стьюдента для аминокислот семян исследованных родов

Аминокислота	*Stipa — Achnatherum*	*Stipa — Piptatherum*	*Stipa — Milium*	*Stipa — Dichelachne*	*Stipa — Arrhenatherum*	*Stipa — Danthonia*
Лизин	1.36	0.51	2.74	0.0	3.38	8.16
Аргинин	1.88	4.31	8.17	9.31	10.94	26.40
Аспарагиновая кислота	1.01	3.77	4.13	6.16	3.07	7.11
Глютаминовая кислота	0.0	1.74	1.76	7.20	0.03	13.54
Пролин	1.73	2.56	4.38	4.27	3.51	3.01
Глицин	2.26	1.90	2.27	1.47	4.68	9.58
Аланин	1.10	0.0	2.79	4.40	2.08	6.14
Лейцин	5.03	5.01	4.58	4.17	1.81	11.40
Тирозин	1.57	2.11	5.72	16.30	3.73	2.74
Фенилаланин	1.53	3.24	5.16	4.81	1.03	0.77
$t_{\text{табл.}}$ при уровне значимости 0.01	3.06	2.95	3.06	3.06	3.06	3.06

аланина (8 аминокислот). *Danthonia* отличается от *Stipa* по содержанию семи аминокислот; особенно значительны различия по лизину, аргинину, аспарагиновой, глютаминовой кислотам, глицину и лейцину, содержание которых у *Danthonia* составляет соответственно 1.1, 2.6, 4.5, 31.9 г на 100 г, а у *Stipa* — 3.5, 10.1, 9.3 и 20.8 г на 100 г (табл. 7). Поэтому, несмотря на то что *Danthonia* отличается от *Stipa* по меньшему числу аминокислот, чем *Dichelachne*, различия между родами *Stipa* и *Danthonia* несомненно более глубокие.

По общей оценке (учитывая количество различий по аминокислотам, согласно критерию Стьюдента, и степень этих различий) можно констатировать, что аминокислотный состав семян *Milium vernale* и *Dichelachne*

ТАБЛИЦА 9

Аминокислотный состав проламинов семян рода *Stipa*
(в г на 100 г обнаруженных аминокислот)

Аминокислота	Вид										
	S. zalesskii	*S. dasyphylla*	*S. ovczinnikovii*	*S. capillata*	*S. pennata*	*S. joannis*	*S. lessingiana*	*S. pulcherrima*	*S. stenophylla*	*S. viridula*	$\pm t m_M$*
Лизин	1.5	1.9	1.9	1.1	2.1	2.7	1.7	1.8	1.4	0.9	0.32
Гистидин	0.9	0.8	0.9	0.8	1.1	1.3	1.2	0.9	0.8	0.7	0.12
Аммиак	6.2	3.8	3.7	5.7	5.5	4.6	4.0	5.1	5.0	6.0	0.62
Аргинин	4.0	7.1	4.7	5.7	6.4	5.1	5.1	5.8	5.8	4.8	0.56
Аспарагиновая кислота	3.1	4.7	4.0	3.5	4.5	4.4	3.4	5.5	5.3	3.9	0.50
Треонин	3.8	5.0	4.3	4.0	4.0	3.7	3.8	4.5	4.6	4.3	0.26
Серин	4.3	4.7	5.5	4.7	4.5	4.3	4.4	4.9	4.9	4.8	0.24
Глютаминовая кислота	32.7	23.7	30.1	26.7	26.3	27.5	26.9	25.4	23.7	27.9	1.72
Пролин	11.9	7.2	9.6	6.8	7.6	9.9	9.4	7.0	7.8	7.6	1.02
Глицин	2.8	3.6	4.1	3.3	3.4	4.0	3.4	3.2	3.1	2.9	0.28
Аланин	4.4	6.5	6.0	6.1	6.0	6.0	5.9	6.6	6.4	6.7	0.14
Цистин	3.3	4.0	2.8	4.0	3.0	1.3	3.3	2.9	3.7	4.0	0.50
Валин	3.7	4.8	3.8	4.0	4.9	5.3	4.3	4.5	4.5	3.9	0.34
Метионин	2.7	3.6	2.5	4.3	2.9	2.2	3.7	2.2	3.9	1.6	0.56
Изолейцин	3.7	4.1	3.9	4.2	3.9	4.0	4.1	3.9	4.1	4.3	0.32
Лейцин	6.2	7.1	7.9	8.1	7.3	7.7	8.4	8.5	8.0	8.7	0.48
Тирозин	3.9	4.8	4.2	4.9	3.8	3.3	4.5	3.9	4.5	4.6	0.32
Фенилаланин	3.0	2.6	2.9	2.5	3.2	3.6	3.1	3.8	2.7	2.9	0.28

* При уровне значимости 0.05.

ТАБЛИЦА 10

Аминокислотный состав проламинов семян рода *Piptatherum* (в г на 100 г обнаруженных аминокислот)

Аминокислота	Вид			
	P. latifolium	*P. holciforme*	*P. virescens*	$\pm tm_M$*
Лизин	1.8	1.7	2.9	0.72
Гистидин	0.9	1.5	1.5	0.40
Аммиак	7.5	4.5	4.2	2.20
Аргинин	5.8	6.0	6.7	0.54
Аспарагиновая кислота	3.8	3.5	4.8	0.78
Треонин	4.6	4.4	5.0	0.34
Серин	4.8	4.4	5.0	0.34
Глютаминовая кислота	28.1	27.4	21.4	4.20
Пролин	6.8	6.7	7.4	0.44
Глицин	3.5	3.6	5.5	1.30
Аланин	5.9	6.4	6.0	0.30
Цистин	4.1	3.7	3.9	0.22
Валин	4.9	4.6	4.0	0.52
Метионин	2.6	4.2	3.6	0.92
Изолейцин	3.7	3.8	3.1	0.44
Лейцин	4.8	6.7	7.8	0.56
Тирозин	4.2	4.8	4.1	0.44
Фенилаланин	1.8	2.4	3.4	0.30

* При уровне значимости 0.05.

crinita более близок к *Avena* и *Arrhenatherum*, чем к роду *Stipa*. Надо также отметить, что, несмотря на имеющиеся различия, все представленные в табл. 7 роды (исключая *Aristida* и *Danthonia*) довольно близки по аминокислотному составу. Аминокислотный состав семян *Aristida* (Ghiglione et al., 1975) и *Danthonia decumbens* резко отличаются от остальных родов содержанием лизина, аргинина, аспарагиновой кислоты и лейцина, а *Aristida* еще и содержанием пролина, тирозина и аланина.

Как уже отмечалось, аминокислотный состав проламинов семян является также ценным систематическим признаком. Из табл. 9 и 10 видно, что проламины исследованных видов *Stipa* и *Piptatherum* отличаются внутри рода более заметно по аминокислотному составу, чем это установлено для семян. Особенно это наблюдается в роде *Stipa* (табл. 9) по содержанию глютаминовой кислоты, аргинина и пролина, а в роде *Piptatherum* (табл. 10) — по содержанию глютаминовой кислоты, фенилаланина и глицина. Однако при этом следует отметить, что из-за исключительно низкого содержания проламиновой фракции в белковом комплексе семян обоих родов *Stipa* и *Piptatherum* (табл. 1 и 2) существенное влияние на аминокислотный состав могут оказывать незначительные в количественном отношении примеси других белков, что неизбежно происходит при фракционировании. Вероятно, этим можно объяснить столь значительные колебания в аминокислотном составе проламиновой фракции внутри данных родов.

В табл. 11 приведены данные по аминокислотному составу проламинов исследованных родов, в табл. 12 — значения критерия Стьюдента для тех аминокислот, по содержанию которых рассматриваемые роды заметно различаются.

Наиболее значительные отличия от *Stipa* как по числу аминокислот (от 6 до 8 аминокислот), так и по величине отклонения от содержания в роде *Stipa* (табл. 11) отмечены для *Aristida*, *Danthonia* и *Dichelachne*; проламины *Milium* отличаются от проламинов *Stipa* по четырем аминокислотам (серин, аланин, тирозин, фенилаланин). Сами эти различия не столь резко выражены (за исключением фенилаланина), как это наблюдается, например, при сравнении *Stipa* и *Aristida*. Что касается проламинов *Piptatherum*, то по критерию Стьюдента они не дали различия с проламинами *Stipa* (табл. 12).

ТАБЛИЦА 11

Аминокислотный состав проламинов семян исследованных родов (средние данные, в г на 100 г обнаруженных аминокислот)

Аминокислота	*Stipa*	*Piptatherum*	*Milium*	*Avena* *	*Dichelachne*	*Phalaris*	*Aristida*	*Danthonia*
	число исследованных видов							
	10	3	1	1	1	3	1	1
Лизин	1.7	2.1	1.0	3.0	0.9	0.9	0.4	0.2
Гистидин	0.9	1.3	1.5	1.6	1.4	1.7	1.6	1.6
Аммиак	5.0	5.4	2.3	—	3.6	2.6	2.3	2.3
Аргинин	5.5	6.2	5.1	4.4	5.0	4.4	1.7	1.6
Аспарагиновая кислота	4.2	4.0	3.5	3.1	2.8	2.9	3.4	3.4
Треонин	4.2	4.7	3.2	2.1	1.9	1.2	2.4	3.5
Серин	4.7	4.7	3.7	2.7	2.6	3.2	3.4	4.6
Глютаминовая кислота	27.1	25.6	30.2	34.7	33.5	39.5	35.7	35.0
Пролин	8.5	7.0	6.9	8.4	8.0	7.0	10.5	5.7
Глицин	3.4	4.2	3.0	2.6	1.7	1.4	1.2	1.9
Аланин	6.1	6.1	3.9	4.1	4.5	4.3	5.0	6.6
Цистин	3.2	3.9	2.6	3.8	4.0	2.6	1.2	1.4
Валин	4.4	4.5	4.8	5.4	5.0	4.4	4.6	5.5
Метионин	3.0	3.5	3.1	3.4	1.9	1.9	2.3	1.6
Изолейцин	4.0	3.5	3.5	3.4	3.2	4.6	4.0	4.3
Лейцин	7.8	6.4	8.2	9.8	8.6	8.2	13.0	12.1
Тирозин	4.2	4.4	2.4	1.6	2.1	2.0	2.0	4.6
Фенилаланин	3.0	2.5	11.0	6.5	8.4	6.5	5.8	4.6

* По данным Дрейпера (Draper, 1973).

ТАБЛИЦА 12

Значения критерия Стьюдента для аминокислот проламинов семян исследованных родов

Аминокислота	*Stipa — Piptatherum*	*Stipa — Milium*	*Stipa — Dichelachne*	*Stipa — Aristida*	*Stipa — Danthonia*
Лизин	1.02	1.77	2.48	3.28	3.80
Аргинин	1.02	0.49	0.75	4.64	4.76
Аспарагиновая кислота	0.37	1.13	2.76	1.29	1.29
Треонин	0.62	0.98	2.94	1.87	0.72
Серин	0.0	3.58	9.24	4.65	0.17
Глютаминовая кислота	0.71	1.46	3.33	4.04	3.71
Пролин	1.46	1.25	0.49	1.58	2.21
Глицин	1.72	1.22	6.34	6.69	4.56
Аланин	0.0	4.38	3.31	2.13	1.00
Лейцин	2.14	0.68	1.70	3.46	11.83
Тирозин	0.35	4.60	6.57	5.57	1.01
Фенилаланин	1.33	10.24	20.84	8.76	5.01
$t_{\text{табл.}}$ при уровне значимости 0.01	3.11	3.17	3.17	3.17	3.17

Аминокислотный состав проламинов *Dichelachne crinita* и *Milium vernale* более схож с аминокислотным составом проламинов *Avena sativa*, чем с аминокислотным составом проламинов *Stipa* и *Piptatherum*. Что касается аминокислотного состава проламинов семян *Aristida adscensionis* и *Danthonia decumbens*, то по этому показателю они очень резко отличаются от всех остальных исследованных родов, в особенности по содержанию лизина, аргинина, лейцина.

Обсуждение результатов

Представленные в табл. 1—12 данные позволяют, как мы считаем, сделать ряд систематических и филогенетических выводов. При этом мы исходим из ряда положений, которые считаем уже достаточно твердо обоснованными:

во-первых, внутри рода аминокислотный состав семян меняется мало (например, *Stipa* и *Piptatherum*) и, следовательно, на основании данных по нескольким немногим проанализированным видам мы можем судить об аминокислотном составе рода;

во-вторых, близкие роды характеризуются хотя и несколько различающимся, но близким аминокислотным составом (*Stipa*, *Achnatherum*, *Piptatherum*), что позволяет обсуждать систематическое положение одних родов по отношению к другим.

Обобщенный анализ данных по фракционному и аминокислотному составу белка семян, аминокислотному составу проламиновой фракции исследованных родов (табл. 1, 2, 7, 11) показывает:

1) роды *Stipa*, *Achnatherum*, *Piptatherum* очень близки между собой по всем этим показателям, и это еще одно подтверждение, что данные роды действительно являются представителями трибы *Stipeae*;

2) другую близкую группу представляют собой роды *Milium*, *Dichelachne*, *Avena* и *Arrhenatherum*.

В классификациях Пильгера (Pilger, 1954) и Прата (Prat, 1960) роды *Milium* и *Dichelachne* помещены в трибу *Stipeae*, при этом Прат отмечает, что в трибы он включал только те роды, которые казались связанными со всеми признаками трибы. Однако Невский (1937) писал про род *Milium*, что это конвергирующая со *Stipeae* по некоторым признакам группа, которую правильнее всего рассматривать как особую трибу *Milieae*. Цвелев (1975) в данной им классификации исключает род *Milium* из трибы *Stipeae* и помещает его в трибу *Aveneae*. Наши данные по белковому комплексу, аминокислотному составу семян и проламиновой фракции поддерживают позицию Невского (1937) и Цвелева (1975) о необходимости исключить род *Milium*,, а также и род *Dichelachne* из трибы *Stipeae*.

Цвелев (1968) отмечает, что триба *Stipeae* имеет много общего с трибой *Aveneae* и несомненно родственна ей. Мы можем также констатировать, что аминокислотный состав семян триб *Stipeae* и *Aveneae* (на примере родов *Stipa*, *Piptatherum*, *Achnatherum*, *Arrhenatherum*, *Avena*, *Milium*, *Dichelachne*) хотя и различается прежде всего по содержанию аргинина, аспарагиновой кислоты и тирозина (табл. 7), но в то же время имеет значительное сходство, что не исключает возможности родства между трибами.

На основании полученных данных мы считаем, что включение рода *Aristida* в трибу *Stipeae* Невским (1937) является безусловно ошибочным; вполне справедливо другие исследователи исключали этот род из данной трибы. Из табл. 7 и 11 видно исключительно глубокие различия в аминокислотном составе семян и проламиновой фракции *Stipa* и *Aristida*. Характер белкового комплекса семян *Aristida* (табл. 2) также иной, чем у *Stipa*, так что трудно представить возможность существования между этими родами сколько-нибудь близкого родства. Данные, полученные по ультраструктуре листа (Carolin et al., 1973), также показывают, что у *Aristida* имеются черты, столь отличные от *Stipa*, что можно предполагать отсутствие тесной связи между ними.

Прат (Prat, 1960) склоняется к выводу, что род *Aristida* относится к паникоидным злакам. Некоторые основания для такой позиции имеются и в данных об аминокислотном составе семян рода *Aristida*. Еще Таира (Taira, 1962), а позже Ватсон и Кризер (Watson и Creaser, 1975) высказали мнение, что паникоидные злаки очень хорошо отличаются от других злаков высоким содержанием аланина и лейцина в аминокислотном составе семян. Действительно, в семенах и проламиновой фракции белка исследованных видов *Aristida* содержание этих двух аминокислот находится на том же уровне, как у всех до сих пор исследованных паникоидных. Однако анализ наших данных по аминокислотному составу семян целого ряда родов «настоящих» паникоидных (*Panicum*, *Pennisetum*, *Paspalum*, *Echinochloa*, *Andropogon*, *Sorghum*, *Coix*, *Euchlaena* и др.) показывает, что по содержанию аргинина, аспарагиновой кислоты, глицина и тирозина род *Aristida* заметно отклоняется от них. Возможно, что критерий — высокое содержание аланина и лейцина в семенах — является недостаточным признаком паникоидных злаков. Безусловно, этот вопрос требует дальнейшей разработки. Что касается связи между родом *Danthonia* и трибой *Stipeae*, то различия в аминокислотном составе как семян, так и проламиновой фракции у *Danthonia decumbens* и исследованных родов трибы *Stipeae* настолько существенны, что на основании данных по этому виду каких-либо близких родственных связей нельзя усмотреть.

На основании имеющихся данных интересно обсудить возможное направление эволюции аминокислотного состава в пределах филетической линии. Этот вопрос имеет как важное теоретическое значение в смысле понимания роли отдельных аминокислот в эволюции белковых структур и в жизнедеятельности растительных организмов, так и практическое приложение. Установив направление и темпы изменчивости аминокислотного состава семян, мы могли бы с большей обоснованностью перейти к созданию форм, содержащих более благоприятный для питания аминокислотный состав, используя для этих целей, например, отдаленную гибридизацию растений.

Если допустить существование прямой филетической связи между трибами *Stipeae*, *Aveneae* и *Phalarideae*, то на основе показателей биохимической эволюции, установленных для родов *Stipa*, *Piptatherum*, *Achnatherum*, *Milium*, *Dichelachne* (табл. 3, 4), *Avena* и *Agrostis* (Соколова, 1976), *Phalaris* (Семихов, Калистрат ва, 1977), можно утверждать, что по степени подвинутости исследованные роды, сгруппированные в трибы, предстанут в виде филума: *Stipeae—Aveneae—Phalarideae*. Такая связь основывается на исключительно низкой подвижности (по Ae и Ap) и отсутствии биохимической специализации (по Is) у исследованных родов *Stipeae*, более высоких показателях Ae и Is у *Aveneae* и очень высоких у *Phalarideae*, а также на степени сходства их аминокислотного состава. Степень сходства между родами по аминокислотному составу отражена в табл. 7 и 11 следующим образом: чем больше роды расходятся по этому показателю, тем дальше они расположены друг от друга в таблицах.

Надо отметить, что, исключая роды *Milium* и *Dichelachne* из *Stipeae*, мы не имеем достаточных оснований включать эти роды в трибу *Aveneae*. Роды *Dichelachne* и *Milium* более отличаются от *Stipa*, *Achnatherum* и *Piptatherum*, чем от *Avena* и *Arrhenatherum* по всем характеристикам, но различия между *Dichelachne* и особенно *Milium* и *Avena* больше, чем между *Avena* и *Arrhenatherum*. Аминокислотный состав семян и особенно проламиновой фракции *Milium vernale* значительно отличается от таковых как у *Stipa*, так и у *Avena* (по содержанию фенилаланина, глютаминовой кислоты, лейцина, серина, тирозина). Возможно, что справедлива точка зрения Невского (1937), высказавшего мнение, что правильнее всего род *Milium* рассматривать как особую трибу *Mileae*.

Гипотетическая филетическая линия, представленная здесь, условна во всех отношениях. Однако для наших целей (попытки установить в общих чертах направление эволюции аминокислотного состава семян) достаточно, чтобы рассмотренные таксоны были членами одной линии развития, одного филума, а их конкретными филогенетическими отношениями (произошли ли все три от одного общего предка и имели различные темпы эволюции или две трибы произошли от третьей и т. д.) в данном случае можно пренебречь.

Рассматривая аминокислотный состав проламиновой фракции в пределах филетической линии *Stipeae—Aveneae—Phalarideae*, мы можем отметить, что в процессе эволюции в проламинах шло снижение аргинина, аспарагиновой кислоты, треонина, серина, глицина, аланина, тирозина и увеличение глютаминовой кислоты и фенилаланина. Эти изменения в аминокислотном составе семян, видимо, имеют адаптивное значение. Так, Лоу и другие (Lowe et al., 1972) на примере 17 фенотипов *Triticum aestivum* показали, что есть связь между содержанием отдельных аминокислот в зерне и энергией роста трехнедельных проростков; так, существует положительная корреляция между содержанием глютаминовой кислоты ($r=0.84$), фенилаланина ($r=0.62$) и пролина ($r=0.57$), с одной стороны, и аккумуляцией проростками сухого вещества, с другой, и отрицательная для аланина, аргинина, аспарагиновой кислоты, лизина, серина и треонина.

Отмеченная для проламинов закономерность в меньшей степени прослеживается для аминокислотного состава целого семени. Это становится понятным, если исходить из рассмотрения проламиновой фракции как одного из механизмов биохимической специализации, обеспечивающего приспособление растений к конкретным условиям существования, особенно на первых этапах их роста и развития.

Авторы выражают благодарность сотруднику Главного ботанического сада АН СССР Г. Н. Зайцеву за постоянные консультации в выборе методов математической статистики.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. (1931). Карио-систематическое исследование семейства злаков. Приложение 44 к Тр. по приклад. ботанике, генетике и селекции. — Благовещенский А. В. (1966). Биохимическая эволюция цветковых растений. — Благовещенский А. В. (1972). Закономерности биохимической эволюции растений. В кн.: Проблемы доместикации животных и растений. М. — Голенков В. Ф., В. М. Гильзин. (1971). Об определении аминокислотного состава белков в продуктах, содержащих большое количество углеводов. Тр. Всес. научн.-иссл. инст. зерна и продуктов его переработки, 71. — Зайцев Г. Н. (1973). Методика биометрических расчетов. — Колобкова Е. В. (1969). Белковые комплексы семян орехоцветных. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 73. — Невский С. А. (1937). Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I. Флора и систематика высших растений, 4. — Проханов Я. И. (1965). Травянистые равнины и новейшие пустыни, их природа и происхождение. В кн.: Проблемы филогении растений. М. — Рожевиц Р. Ю. (1946). Система злаков в связи с их эволюцией. В кн.: Научные работы БИНа. Л. — Семихов В. Ф. (1972). Белковые комплексы семян и филогенетическое положение трибы *Andropogoneae* Presl. В кн.: Биохимия и филогения растений. М. — Семихов В. Ф. (1973). Биохимическая оценка специализации и прогрессивной эволюции однодольных растений. В кн.: Прикладная ботаника и интродукция растений. М. — Семихов В. Ф. (1974). Филогенетические отношения между трибами в подсемействе *Panicoideae*. В кн.: Проблемы филогении высших растений. М. — Семихов В. Ф., О. А. Калистратова. (1977). О биохимической эволюции рода *Phalaris* L. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 104. — Семихов В. Ф., О. А. Калистратова, Л. П. Арефьева, Е. В. Сосновская. (1975а). Биохимическая эволюция родов *Bromus* и *Brachypodium* семейства злаков. В кн.: Биохимические аспекты интродукции, отдаленной гибридизации и филогении растений. М. — Семихов В. Ф., Е. В. Сосновская, О. А. Калистратова, Л. П. Арефьева. (1975б). Биохимические показатели эволюции и специализации родов *Festuca* и *Poa*. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 97. — Соколов О. А., В. Ф. Семихов, В. М. Лобода, Е. В. Сосновская. (1975а). Роль факторов в фракционировании белков семян растений. Сообщение 1. Влияние числа экстракций на извлечение белковых фракций. Агрохимия, 7. — Соколов О. А., В. Ф. Семихов, В. М. Лобода, Е. В. Сосновская. (1975б). Роль факторов в фракционировании белков семян растений. Сообщение 2. Время экстракции белковых фракций из семян растений. Агрохимия, 8. — Соколов О. А., В. Ф. Семихов, А. И. Трубин. (1976). Роль факторов в фракционировании белков семян растений. Сообщение 3. Изменение растворимости белков семян растений под действием физических факторов. Агрохимия, 9. — Соколова С. М. (1976). Белковые комплексы некоторых видов трибы овсовых. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 100. — Цвелев Н. Н. (1968). Система злаков (*Poaceae*) флоры СССР. Бот. ж., 53, 3. — Цвелев Н. Н. (1969). Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*). Бот. ж., 54, 3. — Цвелев Н. Н. (1975). О происхождении и основных направлениях эволюции злаков (*Poaceae*). В кн.: Проблемы эволюции, 4. Новосибирск. — Цицин Н. В., В. Ф. Семихов. (1977). Отдаленная гибридизация и проблема улучшения качества белка. В кн.: Генетика и селекция отдаленных гибридов. М. — Carolin R. C., S. W. L. Jakobs, M. Vesk. (1973). The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the *Gramineae*. Bot. J. Linn. Soc., 66. — Draper S. R. (1973). Amino acid profiles of chemical and anatomical fractions of oat grains. J. Sci. Food Agric., 24, 10. — Ghiglione C., P. Bourreil, M. Lazarides, M. L. Richard. (1975). Première etude biochimique des caryopses de 2 espèces australiennes du genre *Aristida* L. parallele avec *Aristida rhiniochoa*, gramineae africaine. C. R. Acad. Sci. Paris, 281, D451. — Lowe L. B., G. S. Ayers, S. Ries. (1972). Relationship of seed protein and amino acid composition to seedling vigor and yield of wheat. Agron. J., 64, 5. — Pilger R. (1954). Das System der Gramineae. Botanischejahrbücher fur Systematik pflanzengeschichte und pflanzengeographi., 76, 3. — Pomeranz Y., V. L. Youngs, G. S. Robbins. (1973). Protein content and amino acid composition of oat species

and tissues. Cereal Chem., 50, 6. — Prat H. (1960). Vers une classification naturelle des Graminees. Bull. Soc. bot, France, 107, 1—2. — Stebbins G. L. (1975). The role of polyploid complexes in the evolution of North American Grasslands. Taxon, 24, 1. — Taira H. (1962). Amino acid pattern of seed proteins as a standart in the plant taxonomy. Bot. Mag., 75, 884. — Taira H. (1968). Amino acid patterns of grass seed and systematics Proceedings of the Japan society of plant taxonomists, 2, 2. — Watson L., E. H. Creaser. (1975). Non-random variation of protein amino acid profiles in grass and dicot leaves. Phytochemistry, 14, 5—6.

Главный ботанический сад
АН СССР,
Москва.

Получено 28 I 1977.

SUMMARY

Protein complex and amino acid composition of seeds and prolamine protein fraction of some genera from the *Stipeae* tribe were studied.

Exceptionally low evolutionary advance (in Ae and Ap) and the absence of biochemical specialization (in Is) of the genera *Stipa*, *Piptatherum*, *Achnatherum* have been noted.

The data obtained on amino acid composition show closer affinity of *Dichelachne* and *Milium* to *Avena* than to *Stipa* and revealed sharp difference of the genera *Aristida* and *Danthonia* from *Stipa* and *Avena*.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.3 : 58.08

М. П. Солнцева, В. П. Левковский

ВАРИАНТ ПРИГОТОВЛЕНИЯ ПОСТОЯННЫХ ОКРАШЕННЫХ ПО ФЁЛЬГЕНУ ПРЕПАРАТОВ ЦЕЛЫХ ЗАРОДЫШЕВЫХ МЕШКОВ РАСТЕНИЙ, ВЫДЕЛЕННЫХ ПУТЕМ МАЦЕРАЦИИ ТКАНЕЙ

M. P. SOLNTZEVA, V. P. LEVKOVSKY. THE VARIANT OF PREPARING CONSTANT FEULGEN'S STAINED SLIDES OF TOTAL EMBRYO SACKS ISOLATED BY PLANT TISSUE MACERATION

Описывается вариант изготовления постоянных препаратов целых зародышевых мешков растений, выделенных путем мацерации тканей ферментами желудочного сока виноградной улитки. По этой методике по сравнению с обычной методикой приготовления постоянных препаратов исключаются парафинирование, работа с микротомом и другие связанные с этим операции.

Постоянно возникает потребность усовершенствования цитоэмбриологической методики исследования. В первую очередь необходимо ускорить и упростить процесс получения эмбриологических препаратов, а также научиться выделять части растений целиком, без нарушения структуры.

Т. Ф. Петрова (1970) под руководством И. Д. Романова разработала методику приготовления тотальных препаратов эндосперма.

По этой методике зародышевые мешки извлекались из семяпочек вручную при помощи плоских обоюдоострых глазных игл, что требует достаточной ловкости препаратора даже при препарировании крупных семяпочек лилейных на стадиях развития эндосперма. Разработкой методик для изучения эндосперма занимались и другие исследователи. Рутисхаузер и Хунцкиер (Rutishauser, Hunzkier, 1950), Брок (Brock, 1954, 1955) тоже извлекали эндосперм у представителей лилейных вручную из фиксированных семяпочек, которые сразу после фиксации и проводки через спирты и воду подвергали горячему гидролизу и окрашивали по Фёльгену. Тандон и Кепур (Tandon, Kapoor, 1962) после фиксации извлекали эндосперм в воде и окрашивали его ацетокармином; препараты они делали постоянными, а объект прикрепляли к стеклу путем раздавливания.

Вместо выделения зародышевых мешков вручную, что часто сопровождается их механическим повреждением, позднее стали пользоваться методом ферментативной мацерации, при котором разрушаются целлюлозные стенки соматических клеток, окружающих зародышевый мешок, а сам зародышевый мешок остается неповрежденным (вероятно, из-за иной химической природы его оболочки). Для мацерации, т. е. разобщения клеток, обычно используют пищеварительный сок улиток или другие ферменты (например, пектиназу). Стерильный пищеварительный сок улиток вначале использовался для ферментативного разрушения клеточных оболочек грибов А. Эдди и Д. Вильямсоном (Eddy, Williamson, 1957) и другими. В генетических исследованиях его применяли для разрушения оболочек аскоспор дрожжей (Инге-Вечтомов, Захаров, 1963; Захаров, Инге-Вечтомов, 1964) и для цитологических целей — для получения суспензии клеток корневых меристем (Иорданский, 1965). Позднее ферменты желудочного сока улитки были применены и в эмбриологических исследованиях.

Саратовскими исследователями — Н. Х. Еналеевой, В. С. Тырновым и С. С. Хохловым (1972, 1973, 1975) — была разработана перспективная, доступная в освоении и применении методика выделения зародышевых мешков растений путем мацерации тканей «цитазой», т. е. ферментами желудочного сока улитки. Ее существенные преимущества по сравнению с методикой изготовления микротомных препаратов вызвали интерес исследователей. Эта методика была отработана на растениях, в завязях которых содержатся десятки и сотни семяпочек. Это *Nicotiana tabacum*, *N. sylvestris*, *Solanum nigrum*, *Capsicum annuum* и др. Семяпочки большинства этих объектов к тому же однопокровные, тенуинуцеллятные, т. е. обладают сравнительно небольшим количеством соматических клеток, а сами зародышевые мешки у них довольно мелкие.

Этими учеными была предложена следующая методика. Завязи, фиксированные спирт-уксусным фиксатором (3 : 1), помещали в раствор двууглекислого натрия, затем ополаскивали дистиллированной водой. Препаровальной иглой семяпочки отделяли от плаценты и переносили для мацерации в маленькие пробирки с цитазой и закрывали пробками. Пробирки укрепляли в специальном штативе, насаженном на ось ротора электромотора. При медленном вращении ротора пробирки перевертывались и жидкость переливалась со дна на пробку и обратно. За 24 часа материал мацерировали до одноклеточной суспензии; затем центрифугированием клетки осаждали, удаляли цитазу путем встряхивания осадка в воде и последующим центрифугированием. При этой процедуре часть зародышевых мешков неизбежно подвергалась механическим повреждениям, но до нескольких десятков их оставалось целыми. Отмытые клетки в тех же пробирках протравливали квасцами, ополаскивали водой и после окрашивания ацетокармином заключали в смесь ледяной уксусной кислоты и глицерина (1 : 1). Образовавшуюся суспензию наносили пипеткой на предметные стекла и накрывали покровными. Таким образом, получали временные препараты. Зародышевые мешки находились среди массы соматических клеток. Приготовленные таким способом препараты были пригодны для использования две-три недели.[1] Необходимость изучения материала с крассинуцеллятными семяпочками и крупными зародышевыми мешками привела исследователей к изменению этой методики. Методика была использована Л. С. Звержанской, Е. В. Гришиной и П. Н. Комаровой — сотрудниками кафедры генетики и дарвинизма Саратовского государственного университета для изучения линий из гаплоидов.[2] В их методике исключается центрифугирование и зародышевые мешки после обработки соком пищеварительной железы улитки выделяют препаровальными иглами. Необходимо отметить, что П. Г. Куприянов уже в 1975 г. выделял зародышевые мешки в массовом количестве с помощью электролитически заточенных вольфрамовых игл. Авторы любезно познакомили нас с этой методикой, и с их согласия мы приводим здесь ее описание. Завязи кукурузы (работа преимущественно проводилась на этой культуре), отмытые от фиксатора водой, заливают 4% раствором железо-аммонийных квасцов на 1.5—2 часа, отмывают от квасцов водой и помещают в ацетокармин на 12—18 час. при температуре 50° в термостат. После этого завязи промывают водой до исчезновения запаха кислоты и на предметном стекле заливают цитазой на 1.5—3 часа. Затем объект помещают в воду и заливают 45% уксусной кислотой для просветления на 1—1.5 часа, после чего кислоту смывают водой. Зародышевые мешки под бинокуляром выделяют вручную электролитически заточенными вольфрамовыми иглами, переносят в глицерин и закрывают предметным стеклом. Препараты эти временные, причем зародышевые мешки на них находятся среди соматических клеток, что, естественно, затрудняет их изучение.

---

[1] Данные приведены по устному сообщению.

[2] Генетика, № 6, 1977.

Одной из основных задач является продление «жизни» препарата, т. е. изготовление долговременных постоянных препаратов, заключенных в канадский бальзам. Следующим важным требованием является окраска препарата: она должна быть четкой, контрастной и удобной для глаз исследователя. И, наконец, еще одна очень важная задача, возникающая при применении метода мацерации тканей, — освобождение зародышевых мешков от суспензии соматических клеток, затрудняющих исследование.

Решению этих задач и была посвящена настоящая работа.

Материал для нашего исследования по дикорастущим злакам был собран на о. Врангеля (71° с. ш.) в 1974—1975 гг. и фиксирован фиксатором FAA-формалин продажный (5 см^3), спирт 50° (90 см^3), ледяная уксусная кислота (5 см^3). После фиксатора материал промывали и хранили в 70° этиловом спирте. Извлечение зародышевых мешков из семяпочек дикорастущих злаков вручную оказалось невозможным из-за их небольших размеров (800 мкм длины), поэтому их извлекали методом мацерации тканей цитазой. Для получения цитазы вскрывали виноградных улиток, вырезали зоб, собирали из него сок и после фильтрации хранили в холодильнике в замороженном состоянии.

Последовательность операций по нашей методике следующая. Фиксированные колоски злаков в марлевых мешочках с этикетками промывали в дистиллированной воде при комнатной температуре 4—5 час., затем проводили холодный гидролиз. В 1 н. HCl выдерживали 1 час, в 5 н. HCl — 1.5 часа, затем снова в 1 н. HCl — 1 час. После гидролиза мешочки с материалом тщательно обсушивали фильтровальной бумагой и помещали в реактив Шиффа на 16—17 час. в холодильник при температуре 2—4° С. Мешочки обсушивали и выдерживали в сернистой воде 3 смены по 30 мин. Материал промывали водопроводной водой 3—4 часа, после чего производили подкраску гематоксилином Эрлиха (можно подкрашивать и другими красителями, например алциановым синим). Время подкраски устанавливали опытным путем в зависимости от концентрации красителя. Затем 1—2 часа материал промывали в дистиллированной воде. После промывки приступали к мацерации. Под бинокулярной лупой МБС-1 препаровальными иглами выделяли из цветков завязи, помещали их в концентрированную цитазу на предметные стекла с углублением и ставили во влажные камеры чашек Петри. При комнатной температуре материал мацерировали обычно около суток.

Мацерированный материал препаровальной иглой переносили под бинокуляр в каплю дистиллированной воды. Эпидерма наружного интегумента семяпочки цитазоустойчива, поэтому ее необходимо осторожно надрывать тонко отточенными препаровальными иглами; при этом выделяется зародышевый мешок вместе с соматическими клетками семяпочки. Оболочка зародышевого мешка не подвергается разрушению при обработке цитазой; только при длительной передержке в цитазе отделяются антиподы. При добавлении в суспензию клеток одной-двух капель дистиллированной воды соматические клетки, удерживаемые остатками цитазы, остаются на стекле. Зародышевый мешок с помощью иглы переводили во взвешенное состояние в капле воды, затем переносили его капилляром (1.2 мм в диам.) на фильтровальную бумагу (2×2 см), лежащую на предметном стекле и предварительно увлажненную дистиллированной водой. При этом зародышевый мешок, как правило, освобождался от суспензии соматических клеток. Помещение объекта на фильтровальную бумагу обязательно, так как ворсистость бумаги препятствует его перемещению при дальнейших манипуляциях.

После перенесения на кусочек фильтровальной бумаги нескольких зародышевых мешков (до десяти и больше) проводили их обезвоживание непосредственно на предметном стекле. Предметное стекло при этом располагали горизонтально; с одного края кусочка бумаги наносили несколько капель 40° спирта, а с противоположной стороны подводили сухую фильтровальную бумагу, которая всасывала избыток жидкости. В спирте выдерживали 10 мин. Таким же способом проводили через 50, 70, 96 и 100° спирты, при этом каждый раз объект в них выдерживали по 10 мин. Затем материал помещали в чистый ксилол. Вся работа проводилась в чашках Петри. Предметное стекло с материалом в ксилоле переносили под бинокуляр и тупой иглой, предварительно обмакнув ее в густой канадский бальзам, осторожными прикосновениями собирали зародышевые мешки на ее кончик, переносили на предметное стекло в каплю ксилола с бальзамом и покрывали покровным, после чего препараты сушили в термостате при температуре 42° С.

Таким способом получены постоянные препараты зародышевых мешков арктических злаков: *Hierochloë alpina*, *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis arundinacea*, *Deschampsia glauca*, *Trisetum spicatum*, *Pleuropogon sabinii*, *Poa abbreviata*, *P. arctica*, *Phippsia algida*, *Dupontia fisheri*, *Festuca cryophila*.

Кроме того, приготовлялись препараты тотальных зародышевых мешков некоторых сложноцветных, в частности *Rudbeckia laciniata*. Фиксировали целые корзинки, разрезанные на части или отдельные цветки. Материал помещали в пробирки, в которых производилась смена жидкостей. Длительность обработки разными веществами та же. Холодный гидролиз при окраске реактивом Шиффа дал хорошие результаты при той же продолжительности экспозиции. После окраски по Фёльгену, обработки сернистой водой и промывки водопроводной водой из соцветий выбирались те цветки, которые нужны для исследования, а остальную часть окрашенных соцветий заливали 70° спиртом для хранения и использовали по мере надобности. Цветки помещали в цитазу, где они мацерировались в течение 16—17 час.; возможна и более длительная мацерация — сутки или двое. После мацерации препаровальными иглами выделяли семяпочки, а затем из них и зародышевые мешки. Последние легко освобождаются от окружающих клеток; только лишь в микропилярном районе вокруг удлиненного выступа зародышевого мешка клетки тапетума удаляются труднее. В таком случае нужно удлинить время мацерации или удалить окружающие клетки прикосновением тупой иглы или очень узким отрезком фильтровальной бумаги, насаженном на иглу, и др. Все остальные манипуляции проводятся так же, как и при обработке зародышевых мешков злаков.

Оболочка зародышевых мешков, как злаков, так и других растений, прозрачна, их содержимое отчетливо просматривается, поэтому постоянные препараты удобны для исследования, с них можно делать рисунки при помощи рисовального аппарата, они пригодны для фотографирования. На прилагаемой таблице, *1—4* (см. вклейку) представлены зародышевые мешки разных растений до оплодотворения и после него.

Нами было выделено несколько сотен зародышевых мешков. На один препарат их помещали по 10—15 штук. На полученном материале у некоторых злаков удалось наблюдать проникновение пыльцевых трубок в зародышевые мешки, процесс оплодотворения, ранний эмбриогенез, сложные зародышевые мешки, полиэмбрионию и др.

При препарировании цветков после обработки цитазой обнаружили, что из пыльников прекрасно выделяются целиком пыльцевые комплексы. Таким же способом были приготовлены препараты и этих комплексов, которые удобны для исследования мужской генеративной сферы.

Предложенный нами способ приготовления постоянных окрашенных по Фёльгену препаратов тотальных зародышевых мешков растений позволяет быстро изучить большой материал; он пригоден для проведения цитофотометрических исследований, дает возможность сохранить прижизненную топографию элементов зародышевого мешка и избежать неправильной интерпретации эмбриологических картин, часто возникающих при исследовании объекта, разделенного на ряд срезов. Наша методика имеет ряд преимуществ перед ранее используемыми.

1. Значительно ускоряется процесс получения постоянных препаратов (до 4 суток) по сравнению с обычной методикой приготовления препаратов путем микротомных срезов (16 суток). Отсутствуют длительные процедуры заключения материала в парафин, а также резка и наклейка парафиновых срезов.

2. Зародышевые мешки выделяются без какого-либо нарушения их целостности и притом совершенно освобожденными от соматических клеток. В случае полигаметофитной полиэмбрионии из одной семяпочки можно выделять отдельные зародышевые мешки и заключать их в один препарат.

3. Реакция Фёльгена позволяет произвести окраску ядер, а подкраска гематоксилином Эрлиха цитоплазмы дает достаточно четко дифференцирсванные окрашиваемые структуры, что обычно не достигается при окраске ацетокармином.

4. Окраска по Фёльгену реактивная, и это дает возможность окрашивать ядра внутри целых неразрушенных органов — цветков, колосков и т. д., что предотвращает возможность потери объекта при их малых размерах, например при окраске извлеченных зародышевых мешков. Кроме того, при данной окраске нельзя перекрасить материал, так как реакция останавливается, как только в ядрах будет выявлена вся ДНК.

5. Изготовляются постоянные препараты, которые могут храниться длительное время, что позволяет неоднократно возвращаться к их изучению, а также документирует эмбриологические исследования.

6. Не требуется специальной аппаратуры (центрифуга, электромотор, термостат и пр.).

Описанный способ приготовления постоянных препаратов был испробован в Отделе генетики и цитологии Всесоюзного института растениеводства и по отзывам специалистов дал хорошие результаты при изготовлении препаратов пыльцевых комплексов.

ЛИТЕРАТУРА

Еналеева Н. Х., В. С. Тырнов, С. С. Хохлов. (1972). Выделение зародышевых мешков покрытосеменных растений путем мацерации тканей. Цитология и генетика, 6, 5. — Еналеева Н. Х., В. С. Тырнов, С. С. Хохлов. (1973). Возможность и перспективы исследования макрогаметофита покрытосеменных методом ферментативной мацерации. Матер. Всесоюзн. симпозиума «Половой процесс и эмбриогенез», М. — Захаров И. А., С. Г. Инге-Вечтомов. (1964). Выделение аскоспор дрожжей для генетического анализа без использования микроманипулятора. Исследования по генетике, 2. — Инге-Вечтомов С. Г., И. А. Захаров. (1963). Фермент, разрушающий оболочки грибных клеток. Природа, 11. — Иорданский А. Б. (1965). Применение цитазы из улиток для микрорадиоавтографии. Цитология, 7, 1. — Куприянов П. Г. (1975). Метод быстрого извлечения зародышевых мешков из семяпочек. Тез. XII Междунар. бот. конгресса. Л., — Петрова Т. Ф. (1970). Метод приготовления тотальных эмбриологических препаратов эндосперма. Бот. ж., 55, 11. — Тырнов В. С., Н. Х. Еналеева, С. С. Хохлов. (1975). Изучение in vitro изолированных зародышевых мешков покрытосеменных растений. Тез. XII Междунар. бот. конгресса. Л. — Brock R. D. (1954). Spontaneous chromosome breakage in *Lilium* endosperm. Ann. Bot., 18. — Brock R. D. (1955). Chromosome balance and endosperm failure in *Hyacinthus*. Hereditas, 9. — Eddy A. A., D. H. Williamson. (1957). A method of isolating protoplasts from yeast. Nature, v. 179, № 4572. — Rutishaueser A., H. R. Hunzkier. (1950). Untersuchungen über die Zytologie des Endosperms. Arch. Julius Klaus Stift., 25. — Tandon S. L., B. M. Kapoor. (1962). Contribution to the cytology of endosperm in some Angiosperms. 1 Zephyranthes ajax. Caryologia, 15.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VI 1977.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.662 (68+688)

В. П. Бочанцев

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *SALSOLA* L. ИЗ ЮЖНОЙ И ЮГО-ЗАПАДНОЙ АФРИКИ, 4[1]

V. P. BOTSCHANTZEV. NEW SPECIES OF THE GENUS *SALSOLA* L. FROM SOUTH AND SOUTH-WEST AFRICA, 4

Salsola dolichostigma Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus, pulvinos amplissimos formans, ramis, foliis floribusque alternis, ramis gemmis remotis tectis, juvenilibus pilis sat longis levibus flexuosis patentibus dense vestitis. Gemmae angulosae ad 3.5 mm in diam., follis squamiformibus 1.6 mm longis, 2 mm latis, orbiculari-triangularibus, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praeditis, pilis sat longis levibus rectis appressis dense tectis, lateribus paleaceis et ciliatis, inferioribus basi gibbosis. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris compactis brevibus in paniculas congestis dispositi, ramulis floriferis supra flores gemma terminatis, infra eos gemmis dense obsitis. Folia floralia squamiformia, 1.5—1.8 mm longa, 2—2.2 mm lata, inferiora bracteolis aequilonga, superiora eis breviora, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis sat longis levibus rectis appressis dense tecta, lateribus paleacea et ciliata, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 2.4 mm longae, 1.5—2 mm latae, perianthio breviores, ovatae, apice tuberculo carnoso obtuso praeditae, pilis sat longis levibus rectis appressis dense vestitae, lateribus paleaceae et ciliatae. Perianthii phylla 5, ca 3.8 mm longa, infra medium alas horizontales paleaceas gerentia, supra alas conoideo-conniventia, pilis sat longis levibus rectis appressis dense obtecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis. Antherae 1.4 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.6 mm latae, ad medium disjunctae. Discus hypogynus patellaris, lobis semirotundis. Stigmata lanceolata, acuta, levia, stylo duplo longiora. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Spencer Bay-Nordhuk, 12 I 1974, n° 13 180, fl. W. Giess und E. Robinson (M).

A *S. angolensi* Botsch. gemmis, bracteolis, perianthio antherisque majoribus, perianthio sub alis glabro necnon stigmatibus levibus stylo duplo longioribus bene differt.

Distributio. Africa Austro-Occidentalis.

Salsola gemmata Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus, pulvinos compactos ad 30 cm altos et 40—50 cm in diam. formans, ramis, foliis floribusque alternis, ramis gemmis dense obtectis, juvenilibus pilis sat longis levibus flexuosis patentibus dense vestitis. Gemmae globosae 2.5—3 mm in diam., foliis squamiformibus 1.2 mm longis, 2.3 mm latis, reniformibus, pilis sat longis levibus rectis appressis dense tectis, lateribus paleaceis et ciliatis, inferioribus basi gibbosis. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris compractis brevibus in paniculas congestis dispositi, ramulis floriferis supra flores gemma terminatis, infra hos autem foliis squamiformibus imbricatis vel gemmis dense assidentibus tectis. Folia floralia squamiformia 1.2 mm longa, 2.2 mm lata, bracteolis breviora, reniformia, pilis sat longis levibus rectis appressis dense tecta, lateribus paleacea et ciliata, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 1.7 mm longae, 1.1 mm latae, perianthio breviores, ellipticae, pilis sat longis levibus rectis appressis dense tectae, lateribus paleaceae et ciliatae, basi gibbosae. Perianthii phylla 5, ca 2.7 mm longa, supra alas conoideo-conniventia, pilis sat longis levibus rectis appressis dense obtecta, sed summo apice glabra, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis extra discum hypogynum affixis. Antherae 1.3 mm longae (appendice obtusa 0.15 mm longa), 0.4 mm latae, ad medium disjunctae. Discus hypogynus patellaris, lobis semirotundis. Stigmata subulata, levia, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

---

[1] См.: 1 — Бот. ж., 1973, 58, 6 : 815—833; 2 — Бот. ж., 1974, 59, 1 : 38—42; 3 — Бот. ж., 1974, 59, 4 : 536—537.

Typus: Südwestafrika. Spencer Bay. Sattelhugel-Nord, 17 I 1974, n° 13 221, fl. W. Giess und E. Robinson (M).

A *S. albida* Botsch. pilis tenuibus, gemmis globosis, foliis earum tuberculo carnoso apice destitutis, ramulis floriferis supra flores gemma terminatis, foliis floralibus reniformibus et stigmatibus subulatis stylo aequilongis bene differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

Salsola gemmipara Botsch. sp. nov. — Frutex ca 20 cm altus, ramis, foliis floribusque alternis, ramis ramulis abbreviatis gemmisque dense tectis. Gemmae angulosae 1.4—2.2 mm in diam., foliis squamiformibus 1 mm longis 1.5 mm latis, reniformibus, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem folii non elevato praeditis, pilis brevibus levibus rectis appressis dense tectis, lateribus paleaceis et ciliatis, inferioribus basi gibbosis. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris compactis brevissimis congesti, ramulis floriferis supra flores gemma terminatis, infra hos foliis squamiformibus imbricatis vestitis. Folia floralia squamiformia, 1.3 mm longa, 1.8 mm lata, bracteolis breviora, reniformia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem non elevato praedita, pilis brevibus levibus rectis appressis dense obtecta, lateribus paleacea et ciliata, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 1.3 mm longae, 1.2 mm latae, perianthio breviores, ovatae, tuberculo carnoso obtuso praeditae, pilis brevibus levibus rectis appressis dense obtectae, lateribus paleaceae. Perianthii phylla 5, ca 1.9 mm longa, tota pilis brevibus levibus rectis appressis dense obsita, supra alas conoideo-conniventia. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis. Antherae 1 mm longae (appendice obtusa 0.15 mm longa), 0.3 mm latae, ad medium disjunctae. Discus hypogynus patellaris, lobis semirotundis incrassatis. Stigmata lanceolata, acuta, levia, stylo duplo breviora. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Trekkopje. Marmorrücken südlich Witportberge, 6 XI 1966, n° 9575, fl. W. Giess (M).

A *S. squarrosula* Botsch. foliis, bracteolis et perianthio appresse pilosis, bracteolis lateribus non ciliatis et stigmatibus stylo duplo brevioribus bene differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

Salsola hottentottica Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus, pulvinos amplissimos formans, ramis, foliis et floribus alternis, ramis gemmis remotis tectis, juvenilibus pilis crassiusculis sat longis levibus rectis patentibus dense vestitis. Gemmae angulosae, ad 4.5 mm in diam., foliis squamiformibus 2 mm longis, 2.5 mm latis, orbiculari-triangularibus apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praeditis, pilis crassiusculis sat longis levibus rectis appressis dense obtectis, lateribus paleaceis et ciliatis, inferioribus basi gibbosis. Flores in inflorescentiis spiciformibus compactis in paniculas congestis dispositi, ramis floriferis supra flores gemma terminatis, infra hos gemmis dense obsitis vel usque ad basin floribus vestitis. Folia floralia squamiformia 3 mm longa, 3 mm lata, bracteolis breviora orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis crassiusculis sat longis levibus rectis appressis dense tecta, lateribus paleacea et ciliata, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 2.7—3 mm longae, 2.9—3 mm latae, perianthio breviores, late ovatae, apice tuberculo carnoso obtuso praeditae, pilis crassiusculis sat longis levibus rectis appressis dense tectae, lateribus paleaceae et ciliatae. Perianthii phylla 5, ca 4.3 mm longa, supra alas conoideo-conniventia, pilis crassiusculis sat longis levibus rectis appressis dense vestita, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis. Antherae 2.2 mm longae (appendice obtusa 0.2 mm longa) 0.8 mm latae, ad medium disjunctae. Discus hypogynus patellaris, lobis semirotundis. Stigmata lanceolata, acuta, levia, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Hottentotten Bay, 18 I 1974, n° 13 165, fl. W. Giess und E. Robinson (M).

A *S. luederitzensi* Botsch. gemmis, foliis floralibus, bracteolis, perianthio et antheris majoribus differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

Salsola mirabilis Botsch. sp nov. — Frutex humifusus pulvinos ad 70 cm in diam. formans, ramis radicantibus. Rami, folia floresque oppositi. Rami juveniles pilis sat longis levibus flexuosis patentibus sparse obtecti. Folia caulina squamiformia ad 2 mm longa, 1.3—1.8 mm lata, ovata, novella pilis brevibus levibus rectis appressis sparse tecta, dein glabra vel semper glabra, marginibus paleacea et copiose ciliata, basi gibbulo sub attenuato praedita, in axillis ramulis abbreviatis foliosis donata. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris siti, ramulis floriferis supra flores continuatis. Folia floralia caulinis conformia, $^1/_2$—$^2/_3$ longitudinis bracteolarum aequantia. Bracteolae squamiformes, ad 2.7 mm longae, 1.6 mm latae, perianthio aequilongae vel ad $^1/_4$ (quartam partem) eo breviores, ovatae, glabrae, lateribus paleaceae, basi gibbosae. Perianthii phylla 5, ad 2.5 mm longa, per totam longitudinem pilis longis tenuibus levibus rectis appressis sat dense obtecta, in fructibus coriacea et exalata. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis. Discus hypogynus patellaris, lobis semirotundis. Stigmata subulata, levia, stylo duplo breviora. Semina verticalia exalbuminosa. Embryo hippocrepicus cotyledonibus brevibus cum eo in una planitie dispositis.

Typus: Südwestafrika. Windhoek. Farm Excelsior: WIN 286. Auf brakkigem Boden sehr häufig. Von springböcken stark befressen, 29 I 1972, n° 11 628, fr. W. Giess (M).

A *S. henriciae* Verdoorn ramis radicantibus, foliis marginibus copiose ciliatis, perianthio densius longipiloso et embryone hippocrepico, cotyledonibus brevibus cum eo in una planitie dispositis bene differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

S. mirabilis обладает удивительной особенностью — у него подковообразный зародыш с короткими семядолями, расположенными в одной плоскости с зародышем. Взаимное расположение семядолей и корешка у зародыша нашего растения несколько напоминает краекорешковый зародыш некоторых крестоцветных, только семядоли у него значительно меньше и не прилегают к корешку. Для рода же *Salsola* в целом типичен спиральный зародыш с длинными семядолями, расположенными поперек его плоскости. Однако ряд признаков, свойственных рассматриваемому растению и характерных для рода *Salsola* (травянистые прицветнички, блюдцевидный пятилопастной подпестичный диск, рыльца с воспринимающей поверхностью, расположенной на их внутренней стороне, сухой околоплодник, семена без эндосперма и т. д.), не позволяют отнести *S. mirabilis* ни к какому другому роду семейства. Внешне он очень похож на некоторые южноафриканские виды рода, в частности на *S. humifusa* Brueckner и *S. henriciae* Verdoorn. Особенно близок *S. mirabilis* к *S. henriciae*, который также распростерт по земле, при плодах не развивает крыльев на околоцветнике и имеет вертикальные семена. Но *S. mirabilis* прекрасно от него отличается укореняющимися ветвями, обильно реснит-

чатыми по краям листьями, более густо опушенным длинными волосками околоцветником и подковообразным зародышем с короткими семядолями, расположенными в одной с ним плоскости. Очевидно, у *S. mirabilis* произошла редукция зародыша — он из типичного для рода *Salsola* спирального превратился в подковообразный. Вместе с тем если подковообразный зародыш необычен для рода *Salsola*, но встречается в других родах семейства *Chenopodiaceae* Vent., то очень маленькие семядоли, расположенные в одной плоскости с зародышем, обнаруженные у *S. mirabilis*, уже являются новообразованием для всего семейства в целом. И представители родов *Salsola* и *Anabasis* L., у которых зародыш спиральный, и виды таких родов, как *Atriplex* L., с кольцевым зародышем, и *Camphorosma* L. с подковообразным зародышем, — все они имеют довольно крупные семядоли, расположенные поперек плоскости зародыша. Совершенно несомненно, что *Salsola mirabilis* — поразительное явление природы, достойное самого пристального внимания.

Salsola ptiloptera Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus, ramis, foliis floribusque alternis, ramis gemmis dense tectis, juvenilibus pilis sat longis levibus flexuosis patentibus dense vestitis. Gemmae angulosae, ad 2.2 mm in diam., foliis squamiformibus, 1.4 mm longis, 1.3 mm latis, orbiculari-triangularibus, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praeditis, pilis brevibus levibus rectis appressis dense vestitis, lateribus paleaceis et ciliatis, inferioribus basi gibbulo calcariformiter attenuato donatis. Flores in inflorescentiis spiciformibus remotis dispositi, ramulis floriferis supra flores continuatis et inferne gemmis dissitis, superne autem foliis imbricatis tectis. Folia floralia squamiformia, 1.8—2.2 mm longa, 1.6 mm lata, inferiora bracteolis longiora, superiora eis breviora, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem elevato praedita, pilis brevibus levibus rectis appressis dein detersibilibus dense obtecta, lateribus paleacea et ciliata, basi gibbulo calcariformiter attenuato praedita. Bracteolae squamiformes, 1.5 mm longae, 1.6—2.1 mm latae, perianthio breviores, late ovatae apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem elevato praeditae, pilis brevibus rectis appressis dense vestitae, lateribus paleaceae et ciliatae, basi gibbosae. Perianthii phylla 5, ca. 2 mm longa, 3.8 mm lata (alis inclusis), tota pilis brevibus levibus rectis appressis dense tecta, medio alas horizontales paleaceas, basi subtus dense pilosas gerentia, supra alas conoideo-conniventia. Stamina 5, filamentis linearibus planis extra discum hypogynum affixis. Antherae 1.1 mm longae (appendice obtusa 0.1 mm longa), 0.7 mm latae, ad medium disjunctae. Discus hypogynus patellaris, lobis subindistinctis. Stigmata lanceolata, villosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Distr. Bethanie. Farm Kosos, 15 VIII 1963, n° 2815, fl. et fr., H. Merxmüller und W. Giess (M).

A *S. pillansii* Botsch. bracteolis basi gibbosis, alis subtus pilosis et antheris brevioribus bene differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

Salsola robinsonii Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus, pulvinos amplissimos formans, ramis, foliis floribusque alternis, ramis gemmis remotis tectis, juvenilibus pilis brevibus levibus flexuosis patentibus dense tectis. Gemmae angulosae ad 3 mm in diam., foliis squamiformibus 1.7 mm longis, 2 mm latis, orbiculari-triangularibus, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevatis praeditis, pilis brevibus levibus rectis appressis dense tectis, lateribus paleaceis et ciliatis, inferioribus basi gibbosis. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris compactis brevibus dispositi, ramulis floriferis supra flores gemma terminantis, infra eos autem gemmis dense dispositis obsitis. Folia floralia squamiformia 1.5—1.6 mm longa, 2—2.1 mm lata, bracteolis breviora, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis brevibus levibus rectis appressis dense tecta, lateribus paleacea et ciliata, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 2.2 mm longae, 1.8 mm latae, perianthio breviores, late ovatae, apice tuberculo carnoso obtuso praeditae,

pilis brevibus levibus rectis appressis dense tectae, lateribus paleaceae et ciliatae. Perianthii phylla 5.3—3.5 mm longa, supra alas conoideo-conniventia, pilis brevibus levibus rectis appressis dense obtecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus, planis, extra discum hypogynum affixis. Antherae 2 mm longae (appendice obtusa 0.15 mm longa) 0.6 mm latae, ad medium disjunctae. Discus hypogynus patellaris, lobis semirotundis. Stigmata lanceolata, acuta, villosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Lüderitz. «Schad's Wald» nördlich Achatstrand bei Lüderitzbucht, 20 I 1974, n° 13 237, fl. W. Giess und E. Robinson (M).

A *S. albida* Botsch. ramulis floriferis supra flores gemma terminatis, bracteolis ovatis, perianthii phyllis sub alis glabris et stigmatibus villosis stylo aequilongis bene differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

Salsola spenceri Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus, pulvinos amplissimos formans, ramis, foliis floribusque alternis, ramis gemmis remotis obsitis, juvenilibus pilis sat longis levibus flexuosis patentibus dense tectis. Gemmae angulosae ad 3.5 mm in diam., foliis squamiformibus, 1.8 mm longis, 2.3 mm latis, orbiculari-triangularibus, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praeditis, pilis sat longis levibus rectis appressis dense vestitis, lateribus paleaceis et ciliatis, inferioribus basi gibbosis. Flores in inflorescentiis spiciformibus paucifloris compactis brevibus vel vix dissitis in paniculas congestis dispositi, ramulis floriferis supra flores gemma terminatis vel continuatis et tunc inferne gemmis, superne vero foliis squamiformibus imbricatis, sub floribus gemmis dense congestis vel vix dissitis vel usque ad basin floribus tectis. Folia floralia squamiformia, 2.5—3 mm longa, 2.5—2.7 mm lata, inferiora bracteolis aequilonga, superiora eis breviora, orbiculari-triangularia, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem subelevato praedita, pilis sat longis levibus rectis appressis dense tecta, lateribus paleacea et ciliata, basi gibbosa. Bracteolae squamiformes, 2.3—2.9 mm longae, 1.9—2.1 mm latae, perianthio breviores, late ovatae, apice tuberculo carnoso obtuso praeditae, pilis sat longis levibus rectis appressis dense tectae, lateribus paleaceae et ciliatae. Perianthii phylla 5, ca 4.2 mm longa, infra medium alas horizontales paleaceas gerentia, supra alas conoideo-conniventia, pilis sat longis levibus rectis appressis dense tecta, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus planis, extra discum hypogynum affixis. Antherae 1.7 mm longae (appendice obtusa 0.15 mm longa), 0.7 mm latae, ad medium disjunctae. Discus hypogynus patelaris, lobis semirotundis. Stigmata lanceolata, acuta, villosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Südwestafrika. Spencer Bay-Nordhuk, 12 I 1974, n° 13 189, fl. W. Giess und E. Robinson (M).

A *S. nollothensi* Aellen gemmis antherisque majoribus necnon stigmatibus villosis bene differt.

Distributio: Africa Austro-Occidentalis.

В Южной и Юго-Западной Африке насчитывается теперь 77 видов рода *Salsola*, тогда как около 10 лет тому назад оттуда было известно только 19 видов. Несомненно, что по мере накопления материала эта цифра еще увеличится. К сожалению, многие виды рода были описаны на основании очень ограниченного материала, а по 25 видам имеются только типовые образцы, поэтому может возникнуть сомнение в реальности некоторых из этих видов. Настала пора приступить к исследованию *Salsola* Южной и Юго-Западной Африки в природной обстановке с тем, чтобы на основе нового материала и наблюдений четче отграничить виды и уточнить их количество.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 XII 1977.

УДК 005 : 576.16 : 582.998 (571.66)

С. С. Харкевич, Н. Н. Цвелев

НОВЫЕ ВИДЫ ОДУВАНЧИКА (*TARAXACUM* WIGG.) ИЗ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КАМЧАТСКОЙ ОБЛАСТИ

S. S. KHARKEVICH, N. N. TSVELEV. NEW SPECIES OF DANDELION (*TARAXACUM* WIGG.) FROM THE NORTHERN PART OF KAMCHATKA DISTRICT

Описаны 4 новых вида рода *Taraxacum* Wigg. из северной части Камчатской обл.: *T. korjakense* Chark. et Tzvel., *T. tamarae* Chark. et Tzvel., *T. korjakorum* Chark. et Tzvel. и *T. gorodkovii* Chark. et Tzvel. Для других 13 отмеченных в этом же районе видов приведены критические замечания.

В 1974—1976 гг. участниками ботанического отряда Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР был собран большой гербарный материал из северной части Камчатской обл. (Пенжинский, Олюторский и Карагинский р-ны), бывшей до этого еще очень слабо изученной ботаниками. Среди этого материала имеется много видов обширного и очень сложного в систематическом отношении рода одуванчик *Taraxacum* Wigg. В результате предпринятой нами критической обработки этого материала, а также других материалов из этих же районов, хранящихся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде (LE) и Биолого-почвенного института во Владивостоке (VLA), выяснилось, что род *Taraxacum* представлен здесь 17 видами, из которых 4 описываются ниже в качестве новых для науки.

Taraxacum korjakense Chark. et Tzvel. sp. nova (sect.? *Ceratophora* Dahlst.). — Planta 7—20 cm alt., folia 6—12 cm lg., 0.5—1.2 cm lt., in ambitu oblanceolata, integra, sinuato-dentata (dentibus 2—5 ab utroque latere), rarius partim pinnatilobata, interdum integerrima, prope basin rubescentia; scapi subglabri vel glabri; involucra 11—16 mm lg., unicolora, viridia; phylla exteriora ovata vel lanceolatoovata, subadpressa, herbacea, ecorniculata vel partim brevissime corniculata, interioribus subduplo breviora; flores rosei. Achenii immaturi pars dilatata 3—3.6 mm lg., flavido-brunnea (?), in triente superiore muriculata; pyramis ca. 0.6 mm lg.; rostrum ultra 5 mm lg. (fig. 1).

Typus: «Prov. Kamtschatensis, terra Korjakorum, distr. Oljutorskensis, ad pedes orientalem montis Ledjanaja, ad fontes fluminis Apukvajam, inter fragmenta schisti basaltici, ca. 1200 m supra mare, 12 VII 1976, S. Charkevicz, T. Bucz» (LE, isotypus VLA).

Affinitas. A speciebus proximis: *T. carneocoloratum* A. Nels., *T. stepanovae* Worosch. et *T. albescens* Dahlst. foliis vulgo integris et phyllis ecorniculatis vel partim minute corniculatis differt.

Растение 7—20 см выс.; листья 6—12 см дл., 0.5—1.2 см шир., в очертании обратноланцетные, цельные, выемчато-зубчатые (с 2—5 зубцами с каждой стороны), реже некоторые перистолопастные, иногда цельнокрайные, близ основания красноватые; стрелки почти голые или голые; обертки 11—16 мм дл., одноцветные, зеленые; их наружные листочки яйцевидные или ланцетно-яйцевидные, более или менее прилегающие, травянистые, без рожков или некоторые с очень мелкими рожками, почти в 2 раза короче внутренних листочков; цветки розовые. Расширенная часть не вполне зрелой семянки 3—3.6 мм дл., желтовато-бурая (?), в верхней трети покрытая шипиками; пирамидка около 0.6 мм дл.; носик свыше 5 мм дл. (рис. 1).[1]

Тип. «Камчатская обл., Корякский нац. окр., Олюторский р-н, восточное подножье горы Ледяной, верховье р. Апукваям, на базальтовых осыпях, около 1200 м над ур. м., 12 VII 1976, С. Харкевич, Т. Буч» (LE, изотип VLA).

---

[1] Рис. 1—3 выполнены Н. Н. Качура.

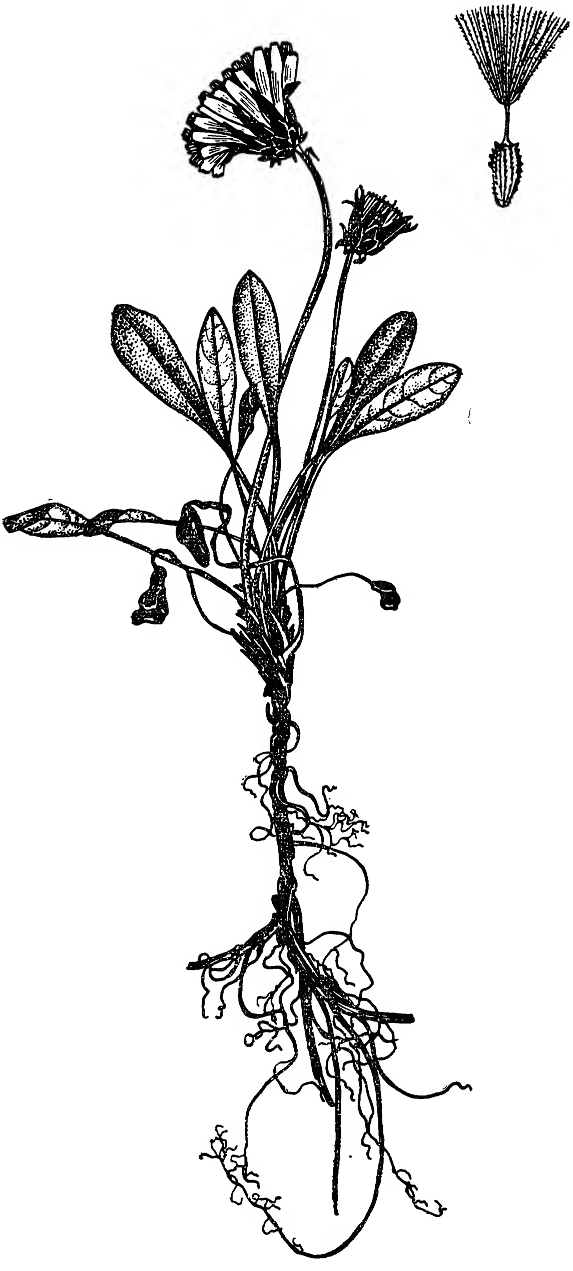


Рис. 1. *Taraxacum korjakense* Chark. et Tzvel. — общий вид и не вполне зрелая семянка.

Паратипы (paratypi). «Камчатская обл., Корякский нац. окр., Олюторский р-н, южное подножье горы Ледяной (междуречье Левого Яелваяма и Ачайваяма), 12 VII 1976, М. Горшков и А. Кожевников»; «там же, ю.-в. склон горы Моголай (1632 м), 8 VII 1976, В. Баркалов и А. Кожевников»; «там же, Пенжинский р-н, Парапольский дол, долина р. Пальматкина, окрестности летовки, 25 VI 1976, они же».

По окраске цветков этот вид приближается к видам, имеющим желтовато-белые или розоватые цветки — *T. carneocoloratum* A. Nels., *T. albescens* Dahlst. и *T. stepanovae* Worosch., легко отличаясь от них отсутствием или очень слабым развитием рожков на листочках обертки, а также обычно цельными (иногда почти цельнокрайными) листьями с немногими туповатыми зубцами. От *T. stepanovae* и *T. carneocoloratum* отличается также темнозелеными наружными листочками обертки почти без перепончатой каймы.

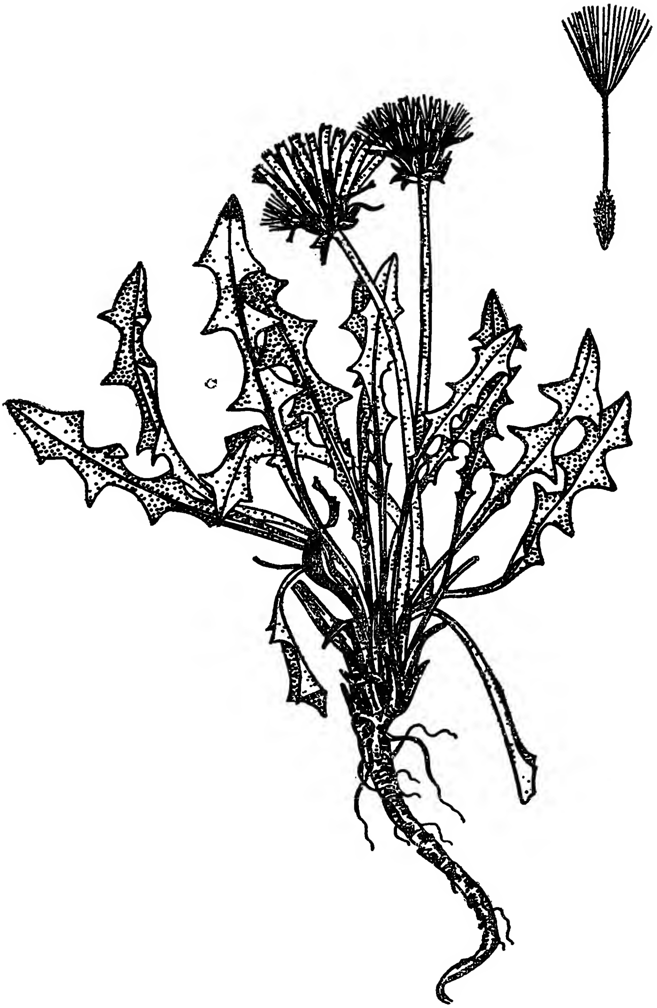


Рис. 2. *Taraxacum tamarae* Chark. et Tzvel. — общий вид и семянка.

Taraxacum tamarae Chark. et Tzvel. sp. nova (sect.? *Arctica* Dahlst.). — Planta 8—18 cm alt.; folia 5—12 cm lg. et 6—13 mm lt., in ambitu oblanceolata, pinnatilobata vel repando-dentata, lobis vel dentibus ab utroque latere 2—3, acutis, integerrimis, horizontaliter positis, petiolis viridibus; scapi sub calathidiis vix araneoso-tomentosi; involucra 10—14 mm lg., unicolora, atroviridia; phylla exteriora subadpressa vel partim patentia, ovato-lanceolata, herbacea, ecorniculata vel partim brevissime corniculata, pruinosa, interioribus subduplo breviora; flores dilute flavi. Achenii pars dilatata 3—3.5 mm lg., atrans, fere usque ad basin muriculata; pyramis ca. 0.5 mm lg.; rostrum 3—4 mm lg. (fig. 2).

Typus: «Prov. Kamtschatensis, terra Korjakorum, distr. Oljutorskensis, insula Verchoturovii, in rupibus vulcanicis, 28 VII 1975, S. Charkevicz et T. Bucz» (LE, isotypus VLA).

Affinitas. A *T. hyparctico* Dahlst. acheniis minoribus (pars dilatata 3—3.5, non 5 mm lg.), a *T. latericio* Dahlst. acheniis atrantibus et phyllis vulgo ecorniculatis differt.

Растение 8—18 см выс.; листья 5—12 см дл. и 0.6—1.3 см шир., в очертании обратноланцетные, перистолопастные или выемчато-зубчатые, с 2—3 острыми цельнокрайными горизонтально расположенными долями или зубцами с каждой стороны; черешки зеленые; стрелки под корзинкой очень слабо паутинисто-войлочные; обертки 10—14 мм дл., одноцветные, темно-зеленые; наружные листочки более или менее прилегающие или не-

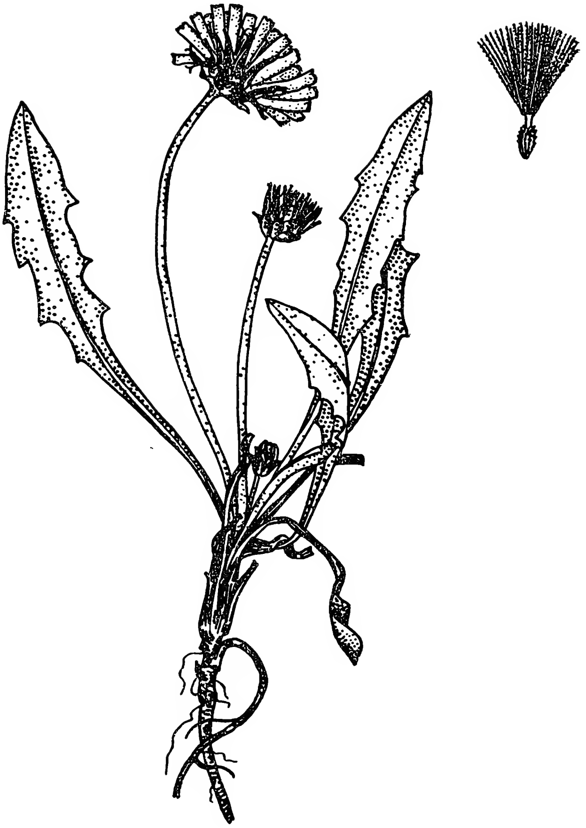


Рис. 3. *Taraxacum korjakorum* Chark. et Tzvel. — общий вид и не вполне зрелая семянка.

которые из них отклоненные в сторону, яйцевидно-ланцетные, травянистые, без рожков или некоторые с очень мелкими рожками, более или менее покрытые сизоватым налетом, почти в 2 раза короче наружных листочков; цветки светло-желтые. Расширенная часть зрелой семянки 3—3.5 мм дл., черноватая, почти до основания покрытая шипиками; пирамидка около 0.5 мм дл.; носик 3—4 мм дл. (рис. 2).

Тип: «Камчатская обл., Корякский нац. окр., Олюторский р-н, о. Верхотурова, на выходах вулканических пород, 28 VII 1975, С. Харкевич и Т. Буч» (LE, изотип VLA).

По черноватым сильно шиповатым семянкам, почти равным по длине носику, этот вид сходен с такими видами секции *Arctica*, как *T. hyparcticum* Dahlst. и *T. phymatocarpum* Vahl, отличаясь от них менее крупными (3—3.5, а не 4—5 мм дл.) семянками и нередко присутствием очень мелких рожков на некоторых из листочков обертки. Вполне возможно, что он принадлежит к секции *Ceratophora* Dahlst. Вид назван нами в честь одного из коллекторов и участника экспедиций по Камчатской области — Т. Г. Буч.

Taraxacum korjakorum Chark. et Tzvel. sp. nova (sect. *Ceratophora* Dahlst.). — Planta 7—18 cm alt.; folia 4—10 cm lg. et 5—12 mm lt., in ambitu oblanceolata, pinnatilobata vel repando-dentata, lobis vel dentibus ab utroque latere 2—4, acutiusculis, integerrimis, horizontaliter positis; petiolis viridibus; scapi sub calathidiis vix araneoso-tomentosi; involucra 9—12 mm lg., viridia; phylla exteriora subadpressa, late lanceolata, marginibus late albomembranaceis, solum pauca brevissime corniculata, interioribus duplo breviora; flores flavi. Achenii immaturi pars dilatata ca. 3.5 mm lg., dilute fusca, in triente superiore muriculata; pyramis ca. 0.5 mm lg. (fig. 3).

Typus: «Prov. Kamtschatensis, terra Korjakorum, distr. Oljutorskensis, ad pedem australem montes Ledjanaja (interamnion fl. Jaelvajam sinistra et Aczajvajam), 12 VII 1976, M. Gorshkov et A. Kozhevnikov» (LE, isotypus VLA).

Affinitas. A *T. sibirico* Dahlst. foliorum forma et phyllis partim corniculatis, a *T. macilento* Dahlst. involucris minoribus et phyllis partim et brevissime corniculatis differt.

Растение 7—18 см выс.; листья 4—10 см дл. и 5—12 мм шир., в очертании обратноланцетные, перистолопастные или отдаленно выемчато-зубчатые, с 2—4 островатыми цельнокрайными горизонтально расположенными лопастями или зубцами с каждой стороны; черешки зеленые; стрелки под корзинками очень слабо паутинисто-войлочные; обертки 9—12 мм дл., зеленые; наружные листочки их более или менее прилегающие, широколанцетные, по краям с широкой белоперепончатой каймой, только немногие с очень мелкими рожками, остальные без рожков, в 2 раза короче внутренних листочков; цветки желтые. Расширенная часть незрелой семянки около 3.5 мм дл., светло-бурая, в верхней трети покрытая шипиками; пирамидка около 0.5 мм дл. (рис. 3).

Тип: «Камчатская обл., Корякский нац. округ, Олюторский р-н, южное подножье горы Ледяной (междуречье рек Левого Яелваяма и Ачайваяма), 12 VII 1976, М. Горшков и А. Кожевников» (LE, изотип VLA).

Из видов северо-восточной Азии *T. korjakorum* наиболее сходен с *T. macilentum* Dahlst. и *T. sibiricum* Dahlst., занимая как бы промежуточное положение между ними и отличаясь от первого из них более мелкими обертками и очень слабо развитыми лишь на некоторых листочках обертки рожками, а от второго — присутствием рожков на некоторых листочках обертки, цельными или перистолопастными листьями и слабо паутинисто-войлочными (а не голыми) стрелками. Из многочисленных видов секции *Ceratophora*, описанных Хаглюндом (G. L. Haglund) из Аляски и бассейна Юкона, нет ни одного, который вполне подходил бы к описываемому виду.

Taraxacum gorodkovii Chark. et Tzvel. sp. nova (sect. *Ceratophora* Dahlst.). — Planta 7—20 cm alt.; folia 5—10 cm lg. et 10—25 mm lt., in ambitu late oblanceolata, profunde et regulariter pinnatisecta, laciniis ab utroque latere 4—6, integerrimis, subhorizontaliter positis, apice acutiusculis; petiolis rubescentibus; scapi sub calathidiis vix araneoso-tomentosi; involucra 11—15 mm lg., unicolora, atroviridia; phylla exteriora ovata vel lanceolato ovata, subadpressa, herbacea, corniculata, subtus pruinosa, interioribus corniculatis subduplo breviora; flores dilute flavi (?). Achenii pars dilatata 3—3.5 mm lg., dilute fusca, in triente superiore muriculata; pyramis 0.6—0.7 mm lg.; rostrum 6—8 mm lg.

Typus: «Oriens extremus, systema fl. Penzhina, in fluxu superiore fl. Palmatkina, jugum Palmatkense, rivuli ripa ad nives tabescentes, 18 VIII 1932, B. Gorodkov et B. Tichomirov» (LE, cum isotypo).

Affinitas. A *T. semitubuloso* Jurtz. involucri phyllis corniculatis et scapis subglabris (non glabris), a *T. ochotense* Worosch. phyllis exterioribus subadpressis (non reflexis), a *T. albescenti* Dahlst. acheniis dilute fuscis (non rubrifuscis) differt.

Растение 7—20 см выс., листья 5—10 см дл. и 10—25 мм шир., в очертании широко обратноланцетные, глубоко и правильно перистораздельные, с 4—6 цельнокрайными островатыми почти горизонтально расположенными долями; черешки краснеющие; стрелки под корзинками очень слабо паутинисто-войлочные; обертки 11—15 мм дл., одноцветные, темно-зеленые; их наружные листочки яйцевидные или ланцетно-яйцевидные, более или менее прилегающие, травянистые, почти все с хорошо развитыми, но узкими рожками, снизу более или менее покрытые сизым налетом, почти вдвое короче внутренних листочков; цветки светло-желтые (?). Расширенная часть семянки 3—3.5 мм дл., светло-бурая, в верхней трети покрытая шипиками; пирамидка 0.6—0.7 мм дл.; носик 6—8 мм дл.

Тип. «Дальний Восток, басс. р. Пенжины, верхнее течение р. Пальматкина, Пальматкинский хр., берег ручья у тающего снега, 18 VIII 1932, Б. Городков и Б. Тихомиров» (LE с изотипом).

Этот вид внешне очень сходен с *T. albescens* Dahlst. и с недавно описанным *T. semitubulosum* Jurtz., отличаясь от первого светло-бурой (а не красно-бурой) окраской расширенной части семянки, а от второго — присутствием хорошо развитых рожков на листочках обертки и немного паутинисто-войлочными (а не голыми) стрелками. Вероятно, к этому виду близок и *T. ochotense* Worosch., достоверных экземпляров которого мы не видели, но, судя по его описанию, он отличается от нашего вида уже в фазу цветения отогнутыми книзу наружными листочками обертки.

Ниже перечисляем другие виды рода *Taraxacum*, обнаруженные нами в гербарном материале из Пенжинского, Олюторского и Карагинского р-нов Камчатской обл. Цитаты первоисточников приведены только для тех видов, которые отсутствуют во «Флоре СССР».

1. *T. ceratophorum* (Ledeb.) DC. s. l. (включая *T. chamissonis* Greene, *T. tetragonolobum* Dahlst., *T. koraginicola* Kom. и др.). Этот вид является наиболее обыкновенным одуванчиком по всей Камчатской обл.

2. *T. lateritium* Dahlst. Очень близок к предыдущему виду, отличается от него лишь красно-бурыми семянками и более узкими листьями. Обычен на севере Камчатской обл.

3. *T. rubiginans* Dahlst. Более редок, чем предыдущий вид, отличается от него лишь отсутствием рожков на листочках обертки.

4. *T. macilentum* Dahlst. Более континентальный сибирский вид, впервые отмечаемый нами для Дальнего Востока («Пенжинский р-н, Парапольский дол, долина р. Пальматкина, окрестности летовки, 25 VI 1976, А. Кожевников и В. Баркалов»). Принадлежность к этому виду еще одного экземпляра (из окр. сел. Слаутное, 10 VI 1976, они же) вызывает некоторые сомнения.

5. *T. andersonii* Hagl. 1946, Sv. Bot. Tidskr. 40, 4 : 335. Достоверных экземпляров этого аляскинского вида мы не видели, но, судя по описанию, к нему, вероятно, можно отнести экземпляры из Парапольского дола («Р. Пальматкина, окрестности летовки, 25 VI 1976, А. Кожевников и В. Баркалов»). Принадлежит к секции *Ceratophora* Dahlst. Имеет небольшие общие размеры растения, перистораздельные листья, более или менее прилегающие темно-зеленые наружные листочки обертки почти без рожков, слегка паутинисто-войлочные стрелки и желтые цветки.

6. *T. semitubulosum* Jurtz. 1966, Раст. севера Сиб. и Дальн. Вост. : 32. Этот вид собран вместе с описываемым выше *T. gorodkovii*. Прежде указывался только для Якутии, откуда описан.

7. *T. albescens* Dahlst. Довольно обычный вид в горах Пенжинского р-на.

8. *T. carneocoloratum* A. Nels. 1945, Amer. Journ. Bot., 32, 5 : 290. Описан с горы Мак-Кинли на п-ове Аляска и довольно обычен в горах Олюторского и Карагинского р-нов. Внешне (и по строению семянок) сходен с *T. albescens*, отличаясь от него светло-розовой окраской цветков и светло-зелеными (с широким перепончатым краем) наружными листочками обертки.

9. *T. stepanovae* Worosch. 1972, Бюлл. Глав. бот. сада АН СССР, 83 : 37. Очень близок к предыдущему виду, отличается от него лишь окраской цветков. Довольно обычен в Олюторском р-не и, по-видимому, встречается также на о. Карагинском.

10. *T. lacerum* Greene, 1901, Pittonia 4 : 230. Отличается от *T. ceratophorum* глубоко и неправильно перистораздельными листьями и более узкими светло-зелеными наружными листочками обертки. Этот обычный на Аляске вид, по-видимому, встречен и во многих пунктах северо-восточной Азии. Выявлен в массе В. Ю. Баркаловым и А. И. Заворотним 20 VIII 1976 в фазе цветения на слабозадернованных глинистых осыпях юго-восточной экспозиции, на высоте около 40 м над ур. моря на восточном макросклоне г. Туманной на о. Карагинском в одноименном районе Ко-

рякского нац. округа Камчатской обл. Возможно, что к этому виду следует присоединить очень близкий камчатский вид *T. acricorne* Dahlst.

11. *T. sibiricum* Dahlst. Растения этого вида из Камчатской обл. («Олюторский р-н, верховье р. Апукваям, 12 VII 1976, С. Харкевич и Т. Буч»; «там же, побережье Берингова моря, севернее бухты Наталии, 29 VI 1976, они же») отличаются от его типичных якутских экземпляров менее глубоко рассеченными листьями, и, возможно, относятся к самостоятельному, новому виду.

12. *T. alascanum* Rydb. 1901, Bull. Torrey Bot. Club 28, 8 : 512. Этот обычный для Аляски вид, по-видимому, обычен и на северо-востоке Азии, встречаясь во всех трех районах севера Камчатской обл. От близких видов — *T. kamtschaticum* Dahlst. и *T. sibiricum* — он легко отличается темно-зелеными и довольно сильно отклоняющимися в сторону наружными листочками обертки, более или менее покрытыми сизоватым налетом.

13. *T. soczavae* Tzvel. 1966, Нов. сист. высш. раст. 1966 : 232 — *T. carneocoloratum* auct. non A. Nels. : Hult. 1973, Bot. Not. (Lund) 126, 4 : 508. Обнаружен еще в нескольких пунктах Пенжинского и Олюторского р-нов. Этот вид значительно более близок к *T. alaskanum*, чем к *T. carneocoloratum*, от которого он отличается темно-зелеными наружными листочками обертки, лишенными рожков и более или менее покрытыми сизоватым налетом, более ярко-розовыми цветками, голыми стрелками, более мелкими размерами всего растения и более глубоко рассеченными листьями.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 IX 1977.

СООБЩЕНИЯ

УДК 58 (26.03) (261.243)

Х. А. Кукк

ДОННАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ЮЖНОГО БЕРЕГА ФИНСКОГО ЗАЛИВА

H. A. KUKK. BOTTOM VEGETATION IN THE SOUTHERN COASTAL WATERS OF THE GULF OF FINLAND

Дано описание донной растительности южного побережья Финского залива — от его устьевой части (пос. Ригульди) до северной части Нарвского залива (пос. Конново). Описано 18 ассоциаций. Приведены характеристики фитоценозов, а также данные о распространении сообществ в Балтийском море. Материал собран в 1970—1976 гг.

В настоящее время при классифицировании фитобентоса Балтийского моря за основу принимается схема Дю Рие (Du Rietz, 1932, 1950), согласно которой на скалистом побережье Скандинавии выделено три зоны: геолитораль, гидролитораль и сублитораль. Геолитораль заливается водой только во время штормов. В этой зоне встречаются лишайник *Parmelia saxatilis*, *Calluna vulgaris* и другие сухопутные растения. Зону, находящуюся ниже геолиторали, где растения весной периодически высыхают, Дю Рие называет гидролиторалью. В этой зоне растут только однолетние растения: *Ulothrix zonata*, *Urospora penicilliformis*, *Bangia fuscopurpurea*, *Capsosiphon fulvescens*, *Calothrix scopulorum*, *Cladophora glomerata*. Советские гидробиологи относят гидролитораль и геолитораль к псевдолиторали. Ниже зоны гидролиторали, по Дю Рие, расположена сублитораль, граница которой совпадает с верхней границей распространения *Fucus vesiculosus*. В зоне сублиторали растут в основном многолетние растения. Эта зона делится на верхнюю подзону, где доминирует *F. vesiculosus*, и нижнюю, для которой он нехарактерен. Упомянутая классификация нашла признание у большинства ученых, изучавших южное пологое побережье Балтики (Künzenbach, 1955—1956; Overbeck, 1965; Pankow et al., 1967; Hoppe, Pankow, 1968). В районах сильного прибоя на глубинах 0.5—1 м, где из-за неблагоприятного воздействия волнения воды летом, а льда — в зимние месяцы постоянные сообщества растений не образуются, целесообразно различать квазилиторальную зону (Schwenke, 1966, 1969; Трей, 1973).

Исследованный нами участок напоминает побережье западной Эстонии и южной Балтики, где нет крутых скалистых берегов. Рельеф дна в основном пологий. Вертикальная зональность в распределении растительности выражена слабо. В зоне геолиторали (верхняя псевдолитораль) распространены лишайники *Parmelia stygia*, *P. saxatilis*, *Verrucaria maura*, *Xanthoria parietina*. Изредка встречаются типичные для верхнего горизонта гидролиторали виды *Ulothrix*, *Urospora*, *Calothrix*. Поскольку в районе исследования преобладают пологие песчаные берега, то не всегда удается провести границу между геолиторалью и верхней гидролиторалью, как это сделано в работах скандинавских авторов (Du Rietz, 1932, 1950; Waern, 1952; Ravanko, 1968, 1972). Хорошо выражен нижний горизонт гидролиторальной зоны (нижняя псевдолитораль), который населяют сообщества зеленых водорослей *Enteromorpha* и *Cladophora*.

Сублиторальную зону Балтийского моря считают соответствующей сублиторальной зоне морей с приливами—отливами, несмотря на то что многие виды литоральной зоны других морей, например *Fucus vesiculosus*, отмечены в сублиторальной зоне Балтийского моря (Waern, 1952).

Основное положение в растительном покрове фитали Финского залива занимают сообщества морских водорослей, приуроченные к твердым грунтам (за исключением харовых). Фитоценозы морских трав отмечены на мелководных и защищенных участках у берега с ровным рельефом дна и мягкими грунтами. Нижняя граница растительности проходит на глубине 18 м.

Растительный покров образует сомкнутые и открытые ассоциации. Сомкнутые ассоциации приурочены к скалисто-каменистым грунтам (скалы, валуны, камни, гравий). Открытые ассоциации отмечены на мягких грунтах (песок, ил).

Ниже приводим характеристику выделенных нами ассоциаций растительности дна прибрежных вод южного берега Финского залива.

Ассоциации, образуемые зелеными водорослями (*Chlorophyta*), занимают самую мелководную часть побережья и характеризуются монодоминантной структурой и хорошо выраженной сезонной сменой как видового состава, так и сообществ в целом. Они принадлежат к мезо- и полисапробным экологическим группировкам и строго приурочены к защищенным и загрязненным участкам моря.

1. Асс. Enteromorpha intestinalis. Фитоценозы простые, полусомкнутые, монодоминантные, полисапробные, однолетние, со средним развитием растительного покрова. Проективное покрытие 60—100%, высота зарослей 8—25 см. В состав ассоциаций входит очень ограниченное число видов: *E. prolifera*, *Cladophora glomerata*, *Ulothrix zonata*, весной, кроме того, встречается *Urospora penicilliformis*. Все они отмечены единично с константностью (K) менее 10. На участках, сильно загрязненных органическими веществами, *E. intestinalis* образует чистые заросли.

Наилучшего развития ассоциация достигает весной (600 г/м^2 сырой массы), в течение вегетационного периода величина биомассы колеблется от 10 до 600, средний вес биомассы равен 150 г/м^2. Поскольку уровень воды в Финском заливе в зависимости от направления ветра может изменяться в пределах 0.5 (0.8) м, то часть растений ассоциации высыхает и гибнет.

Ассоциация расположена в гидролиторали и в сублиторали на глубине 0—0.5 м с соленостью воды 2—6.6$^0/_{00}$; она встречена по всей акватории в бухтах у населенных пунктов, на загрязненных и опресненных участках, но на сильно загрязненных химикатами участках отсутствует (южные части Таллинского и Нарвского заливов и бухта Мууга).

Распространение этой ассоциации в Балтийском море неясно. Хейрен (Häyrèn, 1921) описал две самостоятельные ассоциации: олигосапробную, со светло-зелеными растениями *Enteromorpha pallide-viride* и слабо мезосапробную с темно-зелеными растениями *E. obscure-viride*. Он подчеркнул большую важность различения этих ассоциаций при изучении загрязнения среды. В прибрежных водах о. Гогланд Хейрен описывает уже не две, а одну ассоциацию Enteromorpha (Häyrèn, 1940). Левринг (Levring, 1940) считает характерным для юго-восточного побережья Швеции асс. Enteromorpha intestinalis—E. procera. Некоторые авторы (Kornaś, 1959; Kornaś et al., 1960; Künzenbach, 1955—1956; Overbeck, 1965; Pankow et al., 1967) выделяют здесь и асс. E. compressa. Асс. Enteromorpha отмечена также для южной Балтики (Hoppe, Pankow, 1968), она имеется и в Балтийском канале (Aleem, Schulz, 1952). Т. Я. Трей (973) описывает в прибрежных водах западной Эстонии ассоциацию под общим названием Enteromorpha, не выделяя в ней виды, но отмечает, что разделение ассоциации на виды, по-видимому, было бы целесообразно.

2. Асс. Enteromorpha prolifera. Фитоценозы простые, полусомкнутые, монодоминантные, α-мезосапробные, однолетние, со средним развитием растительного покрова. Проективное покрытие 50—100%, высота расте-

ний 5—20 см. *E. prolifera* (60—100%, soc.) образует зеленые бордюры в загрязненных бытовыми водами участках залива. Доминанту сопутствуют зеленые водоросли *E. intestinalis*, *Cladophora glomerata*, *Rhizoclonium implexum* и *Ectocarpus confervoides*. Все они отмечены единично (К менее 10). На более чистых участках иногда присутствует *E. ahlneriana*. Наилучшего развития ассоциация достигает весной (500 г/м^2), средняя биомасса — 120 г/м^2. Из-за колебания уровня воды часть растений ассоциации высыхает и гибнет.

Ассоциация расположена в гидролиторали и в сублиторали на глубине 9—0.5 м с соленостью воды 3—6‰; она встречена по всей акватории на полузащищенных участках залива, исключая сильно загрязненные части Таллинского и Нарвского заливов в бухту Мууга.

3. Асс. Cladophora glomerata. Фитоценозы простые, полусомкнутые, монодоминантные, мезосапробные, однолетние, со средним развитием растительного покрова. Проективное покрытие сильно варьирует (10—100%), составляя в среднем 70%. В мелкой воде глубиной до 1 м покрытие обычно выше (80—100%). *C. glomerata* достигает высоты 15 см и на открытых и на закрытых участках мелководья. По структуре ассоциация простая, одноярусная, лишь при скоплении *Fucus vesiculosus* образуется второй ярус. *F. vesiculosus* возвышается над доминантом на 10—15 см.

В состав ассоциации входит очень ограниченное число сопутствующих видов. Наиболее высокая константность у *Fucus vesiculosus* (К 50). *Pilayella litoralis* (К 40), *Ectocarpus confervoides* (К 40), *Ceramium tenuicorne* (К 39), *Enteromorpha prolifera* (К 30), *E. intestinalis* (К 30), *Stictyosiphon tortilis* (К 30). Константность менее 10 у видов *Dictyosiphon* и *Rhizoclonium*. Наибольшего развития ассоциация достигает в июне — июле, ее биомасса в это время около 800, а в течение вегетационного периода биомасса колеблется от 15 до 800 г/м^2, средняя ее величина — 180 г/м^2.

Ассоциация расположена в гидролиторали и сублиторали на глубине 0—5 (8) м с соленостью воды 4—5.8‰; она встречена повсеместно вдоль всего берега, заходит даже в загрязненные воды. Отсутствует лишь на сильно загрязненных участках Таллинского и Нарвского заливов и в бухте Мууга.

Ассоциация описана в юго-западной части Финского залива (Häyrèn, 1921, 1931; Ravanko, 1972; Hällfors et al., 1975) и у о. Гогланд (Häyrèn, 1940), а также в лагунах южной Балтики (Hoppe, Pankow, 1968) и в южных и юго-восточных водах Швеции (Waern, 1952; Jansson, 1966, 1967, 1970, 1974, 1975).

Ассоциации бурых водорослей (*Phaeophyta*) занимают господствующее положение на открытых и полузащищенных участках залива на глубинах от 1 до 18 м и относятся к олигосапробной и мезосапробной экологическим группировкам.

4. Асс. Ectocarpus confervoides—Pilayella litoralis. Фитоценозы простые, сомкнутые, полидоминантные, мезосапробные. Проективное покрытие 30—100%, высота зарослей 5—7 см. Ассоциация обычно одноярусная, доминанты встречаются примерно в равных количествах (есть фитоценозы с одним доминантом).

В ассоциации зарегистрировано 17 видов. Из них 10 отмечены с константностью менее 10. С наибольшей константностью встречены *Ceramium tenuicorne* (К 50), *Sphacelaria arctica* (К 40), *Fucus vesiculosus* (К 40), *Rhodomela confervoides* (К 30), *Furcellaria fastigiata* (К 30), *Stictyosiphon tortilis* (К 30). При наличии *Fucus vesiculosus* сообщество становится двухъярусным. Над доминантом мозаично возвышаются отдельные кустики фукуса высотой 15—30 см. Биомасса ассоциации колеблется от 6 до 218, в среднем она равна 60 г/м^2.

Ассоциация расположена в сублиторали на глубине 1—10 м при солености воды не ниже 5‰. В устьевой части Финского залива она занимает большие участки дна, часто встречается также в средней части залива, в восточной части отсутствует. Переносит β-мезосапробное загрязнение. Т. Я. Трей (1973, 1976) отмечает это сообщество в водах о. Хийумаа, а чистые заросли *Pilayella litoralis* — в бухте Вяйнамери и в водах о. Вильсанди.

5. Асс. Sphacelaria arctica. Фитоценозы простые, полусомкнутые монодоминантные, многолетние, мезосапробные, со средним развитием растительного покрова. Проективное покрытие 5—100%, высота заросли 2—5 см.

Ассоциация включает 14 видов, из них наибольшая константность у *Ceramium tenuicorne* (К 40) и у корковидных бурых водорослей (К 30). Другие виды имеют случайный характер (К менее 10). На больших глубинах часто присутствуют колонии гидроидов (Laomedea).

Биомасса у этой ассоциации очень варьирует. На 20 станциях она не превысила 1 г/м^2, на акватории средней части Финского залива от мыса Верги до пос. Сака достигла 200, а в среднем составила 35 г/м^2. Средняя биомасса по всей акватории была 23 г/м^2. По данным М. С. Киреевой (1960), биомасса *S. arctica* в Рижском заливе достигает 100—700 г/м^2; Т. Я. Трей (1973, 1976) для того же района привела величину биомассы от 8 до 14 г/м^2 (максимум — 31 г/м^2).

Ассоциация приурочена к открытым мезосапробным участкам залива. Она расположена в сублиторали на глубинах (5) 9—18 м при солености не ниже 4.3$^0/_{00}$. В Нарвском заливе, где прозрачность воды значительно ниже, чем в западной части Финского залива, нижняя граница распространения ассоциации — 6—7 м.

Это сообщество в высшей степени характерно для прибрежных вод южного побережья Финского залива и по встречаемости уступает лишь асс. Fucus vesiculosus. Встречается по всей акватории.

Ассоциация описана на Эрегрундском архипелаге (Waern, 1952), отмечена в Рижском заливе (Киреева, 1960; Трей, 1973, 1976) и в открытой части п-ова Сырве (Трей, 1976).

6. Асс. Fucus vesiculosus. Фитоценозы простые, сомкнутые, монодоминантные, многолетние, олигосапробные, со средним развитием растительного покрова. Проективное покрытие 30—100, в среднем 80%. Высота яруса 15—30 см.

На участках, занятых ассоциацией, зарегистрировано 23 вида, из них 10 видов встречены с константностью менее 10. В большом количестве отмечены *Ectocarpus confervoides* (К 62), *Elachista fucicola* (К 60), *Ceramium tenuicorne* (К 47), *Chorda filum* (К 28), *Cladophora glomerata* (К 24). В восточной части исследованного района видовой состав ассоциации беднее.

Замечено, что вблизи загрязненных бухт эпифитные синузии развиваются значительно сильнее, чем на чистых и открытых участках. Иногда *Fucus* покрыт эпифитом *Pilayella litoralis* в такой степени, что обмен веществ доминанта нарушается и он гибнет.

Биомасса более высока в открытой средней части залива, где она достигает 7000 г/м^2, средняя биомасса по всей акватории — 1500 г/м^2. Ассоциация развивается в сублиторали на глубине до 6 (9) м, в восточной части глубина произрастания уменьшается до 4—5 м. Нижняя граница солености, при которой встречена ассоциация, — 4.5$^0/_{00}$; она принадлежит к числу наиболее распространенных на Балтике сообществ и занимает прибрежную полосу валунов и рифов.

Дю Рие (Du Rietz, 1932, 1950) считает сообщество фукуса характерным для верхней сублиторали на Скандинавском побережье. Ассоциация встречена также у о. Хиддензее (Künzenbach, 1955—1956), в бухте Висмари (Pankow et al., 1967), в бухте Мекленбурга (Passarge, 1962), в Кильской бухте (Schwenke, 1966), в Гданьском заливе (Kornaś et al., 1960) и в прибрежных водах западной Эстонии (Трей, 1973, 1976). Она приурочена к открытым и чистым берегам и образует обширные заросли по всей акватории. Не встречается в южной части Таллинского и Нарвского заливов.

7. Асс. Fucus vesiculosus—Furcellaria fastigiata. Фитоценозы двухъярусные, сомкнутые, полидоминантные, многолетние, олигосапробные с хорошо развитым растительном покровом. Общее проективное покрытие 70—100, в среднем — 85%.

Господствующий ярус образован *Fucus vesiculosus* (70—80%, Soc.) высотой 20—30 см и эпифитными синузиями из *Elachista fucicola*, *Pilayella litoralis* и *Ectocarpus confervoides*.

Второй ярус составляет *Furcellaria fastigiata* (60—70%, soc.) высотой 5—10 см.

Общее число видов, зарегистрированных в ассоциации, равно 12 Как правило, доминанту сопутствуют *Pilayella litoralis* (K 75), *Ceramium tenuicorne* (K 70), *Ectocarpus confervoides* (K 70), *Stictyosiphon tortilis* (K 50), *Elachista fucicola* (K 50), остальные виды представлены с константностью ниже 10.

Основную часть биомассы составляют *Fucus vesiculosus* (в среднем 284 г/м^2) и *Furcellaria fastigiata* (в среднем 158 г/м^2). Удельный вес сопутствующих видов незначителен. Общий вес биомассы колеблется от 120 до 538.9, средний — 364 г/м^2.

Ассоциация приурочена к открытым чистым участкам залива, развивается на глубине 6.5—10 м при солености не ниже 5.8$^0/_{00}$; она отмечена северо-восточнее п-ова Лохусалу и юго-западнее о. Найссаар (Kukk, 1973; Э. Кукк, Х. Кукк, 1976). Т. Я. Трей (1973, 1976) описала ее на северном побережье п-ова Вормси и о. Сааремаа.

Ассоциации красных водорослей (*Rhodophyta*) занимают господствующее положение на глубинах 6—15 м. Они характеризуются монодоминантной структурой и относятся к олигосапробной экологической группировке.

8. Асс. Furcellaria fastigiata. Фитоценозы простые, полусомкнутые, многолетние, монодоминантные, олигосапробные, со средним развитием растительного покрова. Общее проективное покрытие 60—100, в среднем — 90%, высота заросли 5—10 см.

В ассоциации отмечено 12 видов водорослей. Наиболее часто доминанту сопутствуют *Ceramium tenuicorne* (K 80) и *Ectocarpus confervoides* (K 60). Очень часто доминант покрыт более чем наполовину корковидной мшанкой Membranipora.

Общая биомасса ассоциации невысока — 54—153, в среднем — 97 г/м^2. Биомасса сопутствующих видов составляет всего 1—5% общей биомассы сообщества.

Ассоциация приурочена к открытым олигосапробным участкам залива, заходит в нижнюю сублитораль, нижняя граница солености, при которой она встречается, — 5.8$^0/_{00}$. Распространена в устьевой части Финского залива к северу от мыса Перта, севернее мыса Лохусалу (Э. Кукк, Х. Кукк, 1976), северо-восточнее п-ова Какумяэ и в открытой части Таллинского залива. Ассоциация отмечена в водах Швеции (Du Rietz, 1932, 1950; Levring, 1940), в прибрежных водах о. Хиддензее (Künzenbach, 1955—1956), в Кильской бухте (Schwenke, 1966), в Рижском заливе и в прибрежных водах Латвии (Киреева, 1960; Блинова, 1971, 1975, 1977), в прибрежных водах п-ова Сырве, а также островов Хийумаа и Вормси (Трей, 1973, 1976).

9. Асс. Rhodomela confervoides. Фитоценозы простые, полуоткрытые, многолетние, монодоминантные, олигосапробные, со средним развитием растительного покрова. Проективное покрытие 5—100, в среднем — 80%, высота заросли 6—15 см.

Ассоциация включает 11 видов, из них с наибольшой константностью встречены *Polysiphonia nigrescens* (K 60), *Furcellaria fastigiata* (K 50), *Ceramium tenuicorne* (K 40), *Pilayella litoralis* (K 40), *Ectocarpus confervoides* (K 40), *Sphacelaria arctica* (K 40). Биомасса — 22—576, в среднем — 120 г/м^2.

Сообщество приурочено к открытым чистым участкам побережья и глубинам 6—15 м с соленостью воды не ниже 5.5$^0/_{00}$; встречено в устьевой части залива. Покрывает значительное пространство в водах северо-восточной части о. Пакри, восточнее Таллинского залива не отмечено.

На мягких грунтах развиваются ассоциации, в которых доминируют харовые водоросли или цветковые растения. Фитоценозы располагаются на илистых, илисто-песчаных, песчано-илистых и песчаных грунтах.

Ассоциация харовых водорослей (*Charophyta*) приурочена к замкнутым заливам на глубине 1 м. Она характеризуется простой монодоминантной структурой. Сообщества харовых водорослей относятся к олигосапробной экологической группировке.

10. Асс. Chara aspera. Фитоценозы простые, полусомкнутые, многолетние, олигосапробные, с хорошо развитым растительном покровом. Общее проективное покрытие 10—60, в среднем 30%, высота заросли 5—12 см. Образует почти чистые заросли на песчано-илистых и илисто-песчаных грунтах. В составе ассоциации обнаружено 2—7 видов. Наиболее часто доминанту сопутствуют *Tolypella nidifica* (К 40) и *Zannichellia palustris* (К 30). Из эпифитов найдены колонии синезеленых и диатомовых водорослей.

Биомасса ассоциации невелика — до 200, в среднем — 80 г/м^2. Распространена в защищенных участках бухты на глубине 0—1 м. Нижняя граница солености в местах, где обнаружена эта ассоциация, — $4^0/_{00}$. Ассоциация распространяется редкими скоплениями от устьевой части Финского залива до Нарвского залива; отмечена в прибрежных водах Финляндии, в устьевой части Финского залива у зоологической станции Тврярминне (Luther, 1951; Luther et al., 1975) и в северо-восточной части Ботнического залива у Исследовательского института Круннит, а также в мелких сильно опресненных лагунах южной Балтики (Hoppe, Pankow, 1968) и в прибрежных водах западной Эстонии (Трей, 1973).

Ассоциации морских цветковых растений (*Angiospermae*) занимают господствующее положение только в защищенных частях заливов на глубине 0—4 м. Они характеризуются монодоминантной структурой и относятся к олиго-, мезо- и полисапробным экологическим группировкам.

11. Асс. Zostera marina. Фитоценозы полусомкнутые, монодоминантные, олигосапробные, многолетние, с хорошо развитым травостоем. Проективное покрытие 40—100, в среднем — 60%, высота 40—50 см. В состав ассоциации входят 12 видов, из которых большинство имеет константность ниже 20. Наиболее высокая константность характерна для *Ectocarpus confervoides* (К 60), *Ceramium tenuicorne* (К 58), *Cladosiphon zosterae* (К 40), которые образуют эпифитные синузии, и *Potamogeton filiformis* (К 50). Биомасса ассоциации — 150—560, в среднем — 180 г/м^2.

Ассоциация развивается преимущественно на песчаных грунтах на глубине 1—4 м при солености не ниже $5.5^0/_{00}$; предпочитает наиболее защищенные местообитания; отмечена на территории от устьевой части Финского залива до залива Колга (восточнее Таллина), где проходит граница распространения этого сообщества; далее к востоку до мыса Верги встречены лишь единичные растения.

Ассоциация описана в южных водах Швеции (Levring, 1940) и Финляндии (Luther, 1951; Luther et al., 1975; Lappalainen, 1973; Lappalainen, Kangas, 1975), на западном побережье о. Хидденсее (Künzenbach, 1955—1956), в Кильской бухте (Schwenke, 1966), у о. Лангенвердена (Pankow et al., 1967), в Гданьском заливе (Kornaś et al., 1960) и на Моонзундском архипелаге (Трей, 1973).

12. Асс. Potamogeton filiformis. Фитоценозы простые, полуоткрытые, монодоминантные, многолетние, β-мезосапробные, с хорошо развитым травостоем. Проективное покрытие 30—60%, высота заросли 10—40 см. По флористическому составу ассоциация бедна, доминанту сопутствуют *Potamogeton pectinatus* (К 30) и эпифитные синузии *Leathesia difformis*, *Cladosiphon zosterae*, *Ectocarpus confervoides*, с константностью не выше 20. Биомасса ассоциации — 100—450, в среднем — 210 г/м^2. Биомасса сопутствующих видов незначительна.

Ассоциация приурочена к песчаным грунтам и занимает глубины 1—3.5 м. Встречена в полузащищенных бухтах по всей исследованной акватории, за исключением южной части Таллинского и Нарвского заливов и бухт Мууга и Ихасалу.

13. Асс. Potamogeton pectinatus. Фитоценозы простые, полусомкнутые, монодоминантные, многолетние, олигосапробные, с хорошо развитым травостоем. Проективное покрытие 30—70%, высота заросли 30—150 см. Доминанту сопутствуют эпифиты: *Leathesia difformis*, *Cladosiphon zosterae*, *Pilayella litoralis*, *Ectocarpus confervoides* и колонии синезеленых водорослей. Кроме эпифитов, встречены *Potamogeton filiformis*, *Zannichellia palustris*. Константность названных видов не выше 30. Биомасса ассоциации — 80—300, в среднем — 183 г/м².

Ассоциация приурочена к песчано-илистым и илистым грунтам и занимает глубины 1.3—3.5 м. Распространена по всей акватории в защищенных бухтах редкими небольшими пятнами. Отсутствует на загрязненных участках.

Сообщество отмечено в мелких сильно опресненных лагунах южной Балтики (Hoppe, Pankow, 1968).

14. Асс. Potamogeton perfoliatus. Фитоценозы простые, полусомкнутые, монодоминантные, многолетние, олигосапробные, с хорошо развитым травостоем. Проективное покрытие 50—90%, высота заросли 15—150 см.

В ассоциации зарегистрировано 7 видов растений. С константностью выше 20 встречены *Ectocarpus confervoides*, *Zannichellia palustris*, *Cladophora glomerata*, *Spirogyra* sp. Биомасса сообщества — 150—430, в среднем — 220 г/м².

Ассоциация приурочена к песчано-илистым грунтам. Отмечена на глубине 1.2—3.5 м. Встречается редко по всей акватории, предпочитает защищенные участки побережья. Отсутствует в загрязненных бухтах и заливах.

Сообщество зарегистрировано в водах Финляндии в устьевой части Финского залива у зоологической станции Твярминне и в северо-восточной части Ботнического залива у Исследовательского института Круннит (Luther et al., 1975).

15. Асс. Ruppia maritima. Фитоценозы простые, монодоминантные, многолетние, олигосапробные, со средним развитием травостоя. Проективное покрытие 50—60%, высота заросли 10—25 см.

Число сопутствующих видов — 10, из них чаще других представлены *Cladophora glomerata* (К 50), *Ceramium tenuicorne* (К 40), *Zannichellia palustris* (К 30), *Ectocarpus confervoides* (К 30), *Pilayella litoralis* (К 20). Биомасса ассоциации 41—330, в среднем — 140 г/м².

Ассоциация приурочена к песчанным грунтам с примесью гравия. Встречается в устьевой части Финского залива на глубине 0.5 м. Отмечена в мелких опресненных лагунах южной Балтики (Hoppe, Pankow, 1968) и в Гданьском заливе (Kornaś et al., 1960).

16. Асс. Zannichellia palustris. Фитоценозы простые, полусомкнутые, монодоминантные, со средним развитием травостоя. Проективное покрытие 40—90%, высота заросли 5—35 см. Ассоциация одноярусная, при наличии *Fucus* и *Potamogeton* — двухъярусная, при этом верхний ярус образует *Potamogeton*. Флористический состав ассоциации беден. Чаще встречаются *Ectocarpus confervoides* (К 40), *Pilayella litoralis* (К 40), *Stictyosiphon tortilis* (К 30), *Fucus vesiculosus* (К 25), *Potamogeton pectinatus* (К 20), *Cladosiphon zosterae* (К 20), *Leathesia difformis* (К 20). Биомасса ассоциации 15—320, в среднем — 98 г/м².

Сообщество отмечено на илисто-песчаных и песчаных участках защищенных от волнения бухт на глубине 0.4—1.5 м. Встречается по всей акватории, отсутствует в загрязненных бухтах. Отмечено также в мелких опресненных лагунах южной Балтики (Hoppe, Pankow, 1968) и в Гданьском заливе (Kornaś et al., 1960).

17. Асс. Schoenoplectus tabernaemontanii. Фитоценозы двухъярусные, полусомкнутые, монодоминантные, многолетние, полисапробные, с хорошо развитым травостоем. Проективное покрытие 60—100%, высота заросли 0.5—1.5 м. Иногда под господствующим ярусом при наличии твердого субстрата образуется второй ярус из *Cladophora glomerata* с высотой 10—15 см. В состав ассоциации входят 8 видов, из них чаще

встречаются *Cladophora glomerata* (K 30), *Zannichellia palustris* (K 20), *Potamogeton perfoliatus* (K 20). Биомасса сообщества 300—2500, в среднем — 700 г/м². Биомасса сопутствующих видов незначительна.

Ассоциация приурочена к илистым и песчаным грунтам на глубине 0.1—0.7 м. Распространена по всей акватории в маленьких защищенных бухтах и в устьях рек. Отмечена в водах о. Хиддензее (Künzenbach, 1955—1956) и в мелких сильно опресненных лагунах южной Балтики (Hoppe, Pankow, 1968).

18. Асс. Phragmites australis. Фитоценозы простые, сомкнутые, монодоминантные, полисапробные, с высокоразвитым травостоем. Проективное покрытие 70—100%, высота заросли 100—250 см. *Phragmites australis* возвышается над водой. Сопутствующих видов очень мало. Между стеблями тростника изредка встречаются нити *Cladophora glomerata*, *Spirogyra* sp. и эпифитные колонии синезеленых водорослей. При переходе от Phragmitetum к Schoenoplectetum в сообщество включается *Schoenoplectus tabernaemontanii*.

Биомасса сообщества доходит до нескольких килограммов на квадратный метр. Ассоциация отмечена на мелководье, на глубине 0.5 м. Приурочена к илистым и песчано-илистым грунтам. Распространена по всей акватории в защищенных бухтах и устьях рек.

Асс. Phragmites—Juncus—Scirpus отмечена у о. Хиддензее (Künzenbach, 1955—1956) и в мелких сильно опресненных лагунах южной Балтики (Hoppe, Pankow, 1968).

ЛИТЕРАТУРА

Блинова Е. И. (1971). Размер и динамика выбросов фурцеллярии на Балтийском побережье. Рыбн. хоз., 7, 1. — Блинова Е. И. (1975). Сезонная и годовая продукция промысловой агароносной водоросли *Furcellaria fastigiata* (Huds.) Lamour. в Балтийском море (ЛатССР). Растит. ресурсы, 11, 4. — Блинова Е. И. (1977). Особенности роста *Furcellaria fastigiata* (Huds.) Lamour. в Рижском заливе. Раст. ресурсы, 13, 1. — Киреева М. С. (1960). Распределение и биомасса водорослей Балтийского моря. Тр. ВНИРО, 42. — Кукк Э. Г., Х. А. Кукк. (1976). Видовой состав, распределение и запасы промысловых водорослей юго-западной части Финского залива. Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря, 12. — Трей Т. Я. (1973). Фитобентос прибрежных вод Западной Эстонии. Автореф. канд. дис. Таллин. — Трей Т. Я. (1976). Бурые и красные водоросли. — Aleem A., E. Schulz. (1952). Über Zonierung von Algengemeinschaften (Ökologische Untersuchungen im Nord-Ostsee-Kanal, I). Kieler Meeresforsch., 9, 1. — Du Rietz G. (1932). Zur Vegetationsökologie der Ostschwedischen Küstenfelsen. Beih. Bot. Centralbl., 49 : 61—112. — Du Rietz G. (1950). Phytogeographical excursion to the maritime birch forest zone and the maritime forest limit in the outermost archipelago of Stockholm, July, 13, 1950. 7th Int. Bot. Congr., Stockholm. Excursion guides : 1—11. — Hällfors G., P. Kangas, A. Lappalainen. (1975). Littoral Benthos of the Northern Baltic Sea. III. Macrobenthos of the Hydrolittoral Belt of Filamentous Algae on Rocky Shore in Tvärminne. Int. Rev. ges. Hydrobiol., 60, 3 : 313—333. — Häyrèn E. (1921). Studier över föroreningens inflytande på strändernas vegetation och flora i Helsingfors hamnomrade. Bidr. känned. Finl. nat. folk, 80. — Häyrèn E. (1931). Algenfunde an den Meeresufern von Brahestad. Mem. Soc. F. Fl. Fenn., 7 : 174—178. — Häyrèn E. (1940). Über die Meeresalgen der Insel Hogland im Finnischen Meerbusen. Acta Phytogeogr. Suec., 13 : 50—62. — Hoppe E., H. Pankow. (1968). Ein Beitrag zur Kenntnis der Vegetation der Bodengewässer südlich der Halbinsel Zingst und der Insel Boek (Südliche Ostsee). Nat. und Naturs. in Meckl. Strahlsund-Greifswald, 6 : 139—151. — Jansson A. M. (1966). Diatoms and microfauna-procedurs and consumers in the Cladophora-belt. Veroff. Inst. Meeresf. Bremerhaven Sonderband, 2 : 281—288. — Jansson A. M. (1967). The Food-web of the Cladophora-belt fauna. Helgoländer wiss. Meeresunters, 15 : 574—588. — Jansson A. M. (1970). Production studies in the Cladophora-belt. Thalassia Jugosl., 6 : 143—155. — Jansson A. M. (1974). Community structure, modelling and simulation of the *Cladophora* ecosystem in the Baltic area. Contr. Åsko Lab., 5 : 1—130. — Jansson A. M. (1975). Systems analyses and simulation of the algae belt (*Cladophora*) in the Baltic. Merentutkimuslait. Julk. Havsforskningsinst. Skr., 239 : 240—247. — Kornaś J. (1959). Sea Bottom Vegetation of the Bay of Gdansk off Rewa. Bull. de l'Acad. Polon. des Sci., Cl. II, 7 (1) : 5—10. — Kornaś J., E. Pancer, B. Brzyski. (1960). Studies on Sea Bottom Vegetation in the Bay of Gdansk off Rewa. Fragm. Florist. et Geobot. Ann., 6, 1 : 1—92. — Kukk H. (1973). Soome lahe makrofüütidest. 10. Eesti Loodusuurijate päeva ettekannete kokkuvõtted. Tallinn, 94—96. — Künzenbach R. (1955—1956). Über die Algenvegetation der Ostsee und der Bodengewässer um Hiddensee.

Wissensch. Zeitschr. der Ernst Moritz Arndt—Universität Greifswald. Math. nat. Reihe, 5 (5/6) : 373—388. — Lappalainen A. (1973). Biotic fluctuations in a *Zostera marina* community. Oikos Suppl., 15 : 74—80. — Lappalainen A., P. Kangas. (1975). Species diversity of macrofauna in a *Zostera marina* community in Tvärminne, S. Finland. Merentutkimuslait. Julk. Havsforskningsinst. Skr., 239 : 316—324. — Levring T. (1940). Studien über die Algenvegetation von Blekinge, Südschweden. Lund. : 1—179. — Luther H. (1951). Verbreitung und Ökologie der höheren Wasserpflanzen im Brackwasser der Ekenäs-Gegend in Südfinnland. I. Allgemeiner Teil. Acta Bot. Fennica, 49 : 1—231; II. Allgemeiner Teil. Acta Bot. Fennica, 50 : 1—370. — Luther H., G. Hällfors, A. Lappalainen, P. Kangas. (1975). Littoral Benthos of the Northern Baltic Sea. I. Introduction. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 60, 3 : 289—296. — Overbeck J. (1965). Die Meeresalgen und ihre Gesellschaften an den Küsten der Insel Hiddensee (Ostsee). Bot. marina, 8 : 218—233. — Pankow H., P. Spittler, W. Stölzner. (1967). Beitrag zur Kenntnis der Pflanzengesellschaften vor der Insel Langenwerden (Ostsee, Wismar-Bucht). Bot. marina, 10 : 240—251. — Passarge H. (1962). Die Pflanzengesellschaften im nordwestlichsten Mecklenburg. Arch. Nat. Meckl., 8 : 91—113. — Ravanko O. (1968). Macroscopic green, brown and red algae in the south-western archipelago of Finland. Acta Bot. Fennica, 79 : 1—50. — Ravanko O. (1972). The physiognomy and structure of the benthic macrophyte communities on rocky shores in the south-western archipelago of Finland (Seili Islands). Nova Hedwiga, 23 : 363—403. — Schwenke H. (1966). Untersuchungen zur marinen Vegetationskunde I über den Aufbau der marinen Benthosvegetation im Westteil der Kieler Bucht (Westliche Ostsee) Kieler Meeresforschungen. 22 : 163—170. — Schwenke H. (1969). Meeresbotanische Untersuchungen in der westlichen Ostsee als Beitrag zu einer Marinen Vegetationskunde. Int. Rev. ges. Hydrobiol., 54 : 35—94. — Waern M. (1952). Rocky shore algae in the Öregrund archipelago. Act. Phytogeogr. Suecica, 30 : 1—298.

Таллинское отделение
Балтийского научно-исследовательского
института рыбного хозяйства,
Таллин.

Получено 20 VI 1977.

УДК (005) 58 (018)

В. С. Скулкин

ПРИМЕНЕНИЕ ИТЕРАЦИОННОЙ ПРОЦЕДУРЫ ПРИ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

V. S. SKULKIN. APPLICATION OF ITERATIVE PROCEDURE FOR CLASSIFICATION OF VEGETATION

Рассмотрено применение нового метода итерационной классификации, построенного на основе анализа сходящихся последовательностей на заданном множестве элементарных объектов в геоботанических исследованиях. Приведен пример классификации ключевых участков по видовому составу древесного яруса горных лесов Среднего Сихотэ-Алиня.

Практически в любой области знаний, связанной с изучением большого разнообразия объектов (явлений, ситуаций), перед исследователем встает вопрос их классификации, направленной на упорядочивание всего их множества и упрощения существующих между ними отношений. В науках, изучающих природные явления, в частности геоботанике, проблема классификации считается одной из самых сложных. В нашей стране с обширной территорией и огромным разнообразием растительности ее актуальность приобретает особенно важное значение. Вопросам классификации растительности посвящено большое число публикаций (Сукачев, 1951; Сочава, 1961; Арманд, 1964; Александрова, 1968, и др.). Обстоятельный обзор существующих принципов и методов классификации сделан В. Д. Александровой (1969) и позднее — В. И. Василевичем (1975).

Задача любой классификации заключается в логической операции разбиения множества объектов или явлений на подмножества, состоящие из объектов, обладающих общими признаками. Формализация этой процедуры и разработка конкретных алгоритмов при современном развитии вычислительной техники значительно облегчат ее решение, обеспечивая при этом однозначность результатов. Достаточно большие успехи в этом направлении достигнуты в области прикладной математики, получившей название теории распознавания образов. Возникнув первоначально как специфическая задача различения букв, цифр, простейших геометрических фигур, она сейчас имеет дело с объектами самой различной физической природы, а разрабатываемые методы распознавания становятся все более эффективным средством решения многих задач классификации.

Большие успехи при разработке формальных методов классификации достигнуты на основе статистического подхода (Барабаш и др., 1967; Ковалевский, 1967; Пугачев, 1967; Миленький, 1975, и др.), развиваемого для распознавания образов, характеризующихся случайной природой. Однако распознавание образов осуществляется по заданному решающему правилу путем отнесения объектов к тому или иному классу по принадлежности их к заранее определенным эталонам (образам), причем принятие решения производится по заданному порогу сходства (различия). Формирование образов строится чаще всего на основе априорных знаний и носит достаточно субъективный характер. В геоботанике же в первоначальной постановке задачи эталонными «образами» мы не располагаем, а формулируем их уже на основе самой классификации, что ограничивает применение методов этой теории.

При классификации растительности объектом классификации обычно является множество фитоценозов или других индивидуальных единиц. Однако, как отмечает Василевич (1975, с. 621), «обычные наши классификации растительности, проводимые с выделением типов растительности, формаций и ассоциаций, — это классификации пробных площадей, но отнюдь не фитоценозов». Отсюда сразу возникает вопрос о выборе размера пробной площади. Однако размер ее, отражая различные свойства растительных сообществ, может сам рассматриваться как их свойство и соответственно использоваться при их классификации. В зависимости от цели и масштаба исследования размер пробной площади может быть самым различным. По-видимому, при наиболее полной классификации растительного покрова следует согласиться с Василевичем, что наиболее рациональным является использование размера пробной площади одного порядка с ценоквантом. Наряду с этим классификацию растительности возможно проводить, применяя и другие территориальные единицы, размеры которых, обоснованные задачей исследования, будут отражать различные формы организации растительных сообществ. Это в свою очередь определяет конечные результаты классификации, которые при различных масштабах исследования безусловно различаются.

В настоящем сообщении с достаточно общих позиций рассмотрена процедура беспороговой дихотомической классификации, построенная на основе анализа сходящихся последовательностей на заданном множестве элементарных объектов. Стремясь к наибольшей общности, воспользуемся теоретико-множественным языком в аксиоматической системе Геделя—Бернайса, приводимого по П. Дж. Коэну (1969).

В первую очередь введем понятие «свойство» как нечто, позволяющее отличать один объект от другого или, наоборот, объединять их, причем любой произвольный объект может быть описан бесконечным набором свойств. Элементами множества будем называть те объекты, которые могут быть предъявлены для классификации, причем в теории множеств атомарность объектов не подразумевается и элемент множества сам мыслится как множество. Набор всех возможных свойств объектов образует пространство свойств, или признаковое пространство. Каждое из свойств может иметь множество состояний (минимум два: наличие, отсутствие). Совокупность представленных состояний свойств объекта составляет его описание. Множество описаний образует пространство описаний, которое хотя бы уже в силу существующей зависимости между свойствами будет всегда уже признакового пространства.

Из опыта замечено, что всякая классификация основана на интуитивном понятии «близости» или «сходства». Следовательно, если два объекта обладают одинаковыми свойствами, то мы считаем возможным отнести их к одному классу. Таким образом, под классом понимается коллекция всех множеств x, обладающих некоторым свойством $A(x)$ или в рамках заданных свойств их состоянием $a(x)$ (Коэн, 1969).

Классификацию можно определить как разбиение заданного множества на систему непересекающихся классов

$$\forall_i \, X_i \neq \emptyset, \quad \bigcup X_i = I,$$
$$\forall_i \neq j \quad X_i \cap X_j = \emptyset.$$

где I означает универсальное пространство, $\forall$ — квантор всеобщности, читаемый «для всех. . .», а $\bigcup$ $\bigcap$ — соответственно объединение и пересечение. В дальнейшем будем рассматривать классификацию элементарных объектов в заданном пространстве свойств по их описаниям. Прежде всего перед разбиением множества на классы необходимо определить сходство между описаниями объектов и наделить тем самым пространство описаний топологией. Зададим топологию при помощи некоторой функции ρ, ставящей в соответствие каждой паре элементов x, y из I вещественное число $\rho(x, y)$. Функцию ρ можно определить различными мерами сходства, используемыми в аналитической геометрии, математической статистике, а также мерами, применяемыми в количественной геоботанике. Однако каждая мера, обладая собственными свойствами, создает определенную условность отображения сходства объектов. Соответственно отображения и последующие классификации, построенные на различных мерах, не обязательно будут тождественны.

На любом топологическом пространстве можно осуществить операцию замыкания, сводящуюся к выделению замкнутого множества и его дополнения (Куратовский, 1966). Для проведения этой операции необходимо найти предельные точки, выделение которых приводит к осуществлению замыкания, аналогичного образованию класса. Топологическое пространство, в котором определена функция ρ, становится метрическим. Это пространство можно нормировать, приняв в качестве нормы максимальный его диаметр, так что любая мера будет принимать значение в интервале 0—1. В нормированном пространстве можно образовать сходящуюся последовательность, пределом которой будет в зависимости от характера меры 0 или 1. Организуем такую последовательность, воспользовавшись коэффициентом корреляции как мерой подобия. Данная процедура различает любые объекты, что можно показать в общем виде. Пусть имеются три объекта, расстояние между первой парой которых равно единице т. е. абсолютно подобных, а расстояние между третьим и двумя другими равно некоторой величине ε. Эти отношения можно представить в виде следующей матрицы

	x	y	z
x	1	1	ε
y	1	1	ε
z	ε	ε	1

Далее образуем сходящуюся последовательность путем попарного коррелирования строчек приведенной матрицы. Матрица второго порядка, полученная на основе итерационной процедуры, примет следующий вид

	x	y	z
x	1	1	—1
y	1	1	—1
z	—1	—1	1

так как $\rho_{xx}=\rho_{yy}=\rho_{zz}=1$ как сходство ряда самого с собой, $\rho_{xy}=\rho_{yx}=1$ как сходство абсолютно одинаковых рядов, $\rho_{xz}=\rho_{yz}=\rho_{zx}=\rho_{zy}=$ $=\text{cov}\,(x,\ z)/\delta_x\delta_z=-1$, поскольку $\text{cov}\,(x,\ z)=-2\,(\varepsilon-1)^2/3$; $\delta_x^2=\delta_z^2=$ $=2\,(\varepsilon-1)^2/3$.

Таким образом, на второй итерации получаем предельную матрицу, поскольку дальнейшее коррелирование строчек этой матрицы не изменит существующих отношений. Далее, воспользовавшись коэффициентом корреляции как индикатором, по любой из строчек матрицы отнесем к одному множеству объекты, имеющие коэффициент $+1$, а к другому — -1. Заданное множество из трех элементов распадается на два класса, к первому из которых относятся объекты x и y, а к другому — z.

Таким образом, вне зависимости от величины ε, даже сколь угодно мало отличающейся от нормы полного сходства, любое множество объектов может быть разделено на классы, причем единственно возможным способом. Такая дихотомическая классификация при использовании двух состояний свойств (наличие, отсутствие) порождает конституенты (Куратовский, Мостовский, 1970), представляющие множества вида: $X_1^{i_1}\cap X_2^{i_2}\cap\ldots\cap X_n^{i_k}$ ($i_k=0$ или $i_k=1$ для к$=\overline{1,n}$), получаемых из фиксированных подмножеств $X_1, X_2, \ldots, X_n$ пространства I, причем $X_i^1=I_i$, $X_i^0=X_i$ для $i=\overline{1,\ n}$. Общее число различных конституент не превосходит 2^n, так как каждый из индексов может принимать только два значения — 0 или 1. Доказывается, что различные конституенты не пересекаются. Отсюда при допущении независимости между свойствами, их число, образующее базис данного множества, равно двоичному логарифму из числа элементов множества, что адекватно количеству иерархических уровней при полной дихотомической классификации.

В качестве иллюстрации приведем пример классификации растительности методом итерационной процедуры, воспользовавшись данными В. Д. Александровой (1969, с. 215) по оценке степени сходства между пробными площадками, заложенными в Таймырской тундре. В табл. 1 приведены меры различия между каждой парой описаний пробных площадей, которые вычислены путем определения расстояния между ними в n-мерном пространстве.

На заданной матрице мер расстояния между описаниями растительности пробных площадей проведем классификацию, используя итерационную процедуру разбиения множества на подмножества. Проделаем на данной матрице первую итерацию, коррелируя каждую ее строчку со всеми остальными. Получим корреляционную матрицу, симметричную относительно главной диагонали. Далее каждую из строчек вновь полученной матрицы опять коррелируем со всеми остальными и т. д., возводя по существу матрицу мер сходства (различия) в k-ую степень процедурой корреляции. Пределом таких итераций является достижение числовых значений коэффициентов корреляции ±1, по которым затем, выбрав любую из строчек предельной матрицы, отнесем к одному классу элементы, имеющие значения $+1$, а к другому — со значением -1. Результаты таких итераций для приведенной матрицы сведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 1

Матрица значений R^2 для десяти описаний растительности (Александрова, 1969)

№ описания	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50
5	0	27	16	23	25	50	43	57	51	48
10	27	0	15	27	17	36	48	49	48	41
15	16	15	0	15	20	44	39	45	44	38
20	23	27	15	0	13	46	38	38	39	33
25	25	17	20	13	0	31	34	36	35	28
30	50	36	44	46	31	0	25	16	19	14
35	43	48	39	38	34	25	0	23	35	20
40	57	49	45	38	36	16	23	0	16	13
45	51	48	44	39	35	19	35	16	0	21
50	48	41	38	33	28	14	20	13	21	0

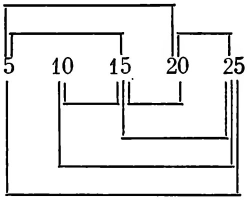
ТАБЛИЦА 2

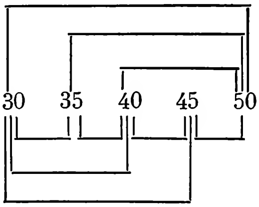
Матрицы, образованные корреляциями строчек матрицы расстояний

№ описания	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50
					1-я итерация					
5	1	0.68	0.88	0.72	0.60	−0.90	−0.61	−0.95	−0.86	−0.88
10	0.68	1	0.83	0.59	0.76	−0.58	−0.73	−0.80	−0.74	−0.70
15	0.88	0.83	1	0.82	0.70	−0.87	−0.65	−0.88	−0.83	−0.80
20	0.72	0.59	0.82	1	0.81	−0.81	−0.52	−0.64	−0.61	−0.58
25	0.60	0.76	0.70	0.81	1	−0.53	−0.51	−0.60	−0.56	−0.47
30	−0.90	−0.58	−0.87	−0.81	−0.53	1	0.56	0.86	0.79	0.86
35	−0.61	−0.73	−0.65	−0.52	−0.51	0.56	1	0.65	0.37	0.70
40	−0.95	−0.80	−0.88	−0.64	−0.60	0.86	0.65	1	0.87	0.92
45	−0.86	−0.74	−0.83	−0.61	−0.56	0.79	0.37	0.87	1	0.76
50	−0.88	−0.70	−0.80	−0.58	−0.47	0.86	0.70	0.92	0.76	1
					2-я итерация					
5	1	0.97	0.99	0.98	0.96	−0.99	−0.94	−0.99	−0.99	−0.99
10	0.97	1	0.98	0.96	0.98	−0.96	−0.97	−0.98	−0.97	−0.98
15	0.99	0.98	1	0.98	0.98	−0.99	−0.96	−0.99	−0.99	−0.99
20	0.98	0.96	0.98	1	0.98	−0.99	−0.94	−0.97	−0.96	−0.97
25	0.96	0.98	0.98	0.98	1	−0.96	−0.95	−0.96	−0.95	−0.96
30	−0.99	−0.96	−0.99	−0.99	−0.96	1	0.94	0.99	0.98	0.99
35	−0.94	−0.97	−0.96	−0.94	−0.95	0.94	1	0.95	0.91	0.96
40	−0.99	−0.98	−0.99	−0.97	−0.96	0.99	0.95	1	0.99	0.99
45	−0.99	−0.97	−0.99	−0.96	−0.95	0.98	0.91	0.99	1	0.98
50	−0.99	−0.98	−0.99	−0.97	−0.96	0.99	0.96	0.99	0.98	1
					3-я итерация					
5	+1	+1	+1	+1	+1	−1	−1	−1	−1	−1
10	+1	+1	+1	+1	+1	−1	−1	−1	−1	−1
15	+1	+1	+1	+1	+1	−1	−1	−1	−1	−1
20	+1	+1	+1	+1	+1	−1	−1	−1	−1	−1
25	+1	+1	+1	+1	+1	−1	−1	−1	−1	−1
30	−1	−1	−1	−1	−1	+1	+1	+1	+1	+1
35	−1	−1	−1	−1	−1	+1	+1	+1	+1	+1
40	−1	−1	−1	−1	−1	+1	+1	+1	+1	+1
45	−1	−1	−1	−1	−1	+1	+1	+1	+1	+1
50	−1	−1	−1	−1	−1	+1	+1	+1	+1	+1

Далее на множестве элементов, принадлежащих каждому из классов, на матрице первоначальных их мер расстояния проделаем аналогичную операцию, которая вновь разобьет каждый из выделенных классов на два подмножества, и т. д. В итоге образуется полный дихотомический граф разбиения множества на классы, имеющие наименьшее пересечение между собой (рис. 1).

На нижеприведенной схеме друг с другом соединены описания, различающиеся не более чем на 25 значений R^2 (по Александровой, 1969).





В обоих случаях описания разбились на две объективно различающихся группы, что подтверждается при оценка критерия Стьюдента, однако на нижних иерархических уровнях классификации разбиения пробных площадей несколько различаются. Происходит это за счет того, что итерационная процедура классификации построена на основе анализа мер сходства каждого элемента со всем остальными, давая единственно возможное разбиение множества.[1]

---

[1] Процедура классификации полностью реализована нами совместно с С. Б. Горбачевым на вычислительной машине М-222 на языке АЛГОЛ для конкретной версии транслятора ТА-1М.

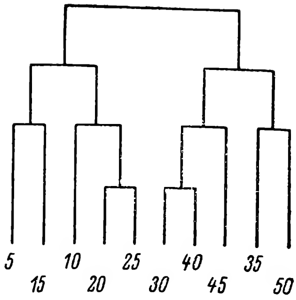


Рис. 1. Классификация пробных площадей методом итерационной процедуры (по данным Александровой, 1969).

Следует отметить, что ввиду громоздкости итерационных вычислений классификация занимает достаточно много машинного времени. Так, для полной классификации матрицы 35-го порядка, помещающейся в оперативную память, требуется 15—20 мин, а для матрицы 65-го порядка при использовании внешней памяти ЭВМ необходимо уже около 2 ч машинного времени. Однако при решении задачи на более современных ЭВМ третьего и четвертого поколений (например, машинах Единой Серии) затрачиваемое время значительно сократится.

Покажем процесс выделения классов на наиболее наглядном примере: классификация множества ключевых участков по сходству структуры древесного яруса. Данная задача связана с типологией лесорастительных комплексов, которая также может быть отнесена к общей задаче классификации. В качестве объектов исходного множества рассматривались ключевые участки, заложенные в горных районах Среднего Сихотэ-Алиня, где видовой состав растительности отличается высоким разнообразием, представляющим значительные трудности при типизации лесорастительных комплексов и их районировании. Всего было заложено 15 ключевых участков, площадь каждого из которых охватывала около 400 га. Выбор участков проводился с таким расчетом, чтобы в него вошли, с одной стороны, наиболее типичные лесорастительные комплексы, а с другой, чтобы их местоположение включало возможно большее разнообразие условий местообитания. Этим требованиям отвечают орографические узлы, где представлены наибольшее колебание высот и значительное разнообразие крутизны и экспонированности склонов. На каждом участке закладывались серии маршрутов, на которых проводились геоботанические описания по стандартной методике. Описания велись регулярным опробыванием через каждые 25 м относительного превышения. Каждый из ключевых участков подразделялся на коренные и вторичные леса, которые выделялись по наличию следов гарей и вырубок, а также по возрасту и составу насаждений. Исключение составили участки 12—15, которые отнесены к коренным лесам, поскольку разделение их было принципиально невозможно. В табл. 3 приведены распределения частоты встречаемости доминирующих пород древесного яруса на ключевых участках и типичные условия местопроизрастания для коренных насаждений, а в табл. 4 — те и другие данные для коренных и вторичных лесов.

Первый этап проведения классификации заключается в определении сходства между описаниями данных объектов. Поскольку состояния свойств объектов представлены частотой встречаемости доминирующих пород, для определения мер сходства естественно было обратиться к математической статистике. В данном случае оценку сходства возможно определить на основе компоненты «ошибки», используемой в информационной статистике С. Кульбака (1967), которая проверяет нулевую гипотезу однородности двух случайных выборок с полиномиальными распределениями

$$I(H_1:H_2)=\sum x_i \ln x_i+\sum y_i \ln y_i-\sum (x_i+y_i)\ln (x_i+y_i)+$$
$$+(N_1+N_2)\ln (N_1+N_2)-N_1\ln N_1-N_2\ln N_2,$$

где $x=x_1,\ x_2,\ldots,x_c$, $\sum\limits_{i=1}^{c} x_i=N_1$ и $y=y_1,\ y_2,\ldots,y_c$, $\sum\limits_{i=1}^{c} y_i=N_2$ — две независимые случайные выборки независимых наблюдений объемом N_1 и N_2 с полиномиальными распределениями на c-значной популяции.

ТАБЛИЦА 3

Характеристика типичных условий местопроизрастания и доля участия (%) доминирующих пород древесного яруса на ключевых участках (коренные леса)

№ пробной площадки	Абсолютная высота над ур. моря, м	Основные экспонированности склонов	Крутизна склонов	Горные породы	*Pinus koraiensis*	*Picea ajanensis*	*Abies nephrolepis*	*Larix komarovii*	*Betula mandshurica*	*Betula dahurica*	*Betula costata*	*Betula lanata*	*Populus davidiana*	*Alnus mandshurica*	*Quercus mongolica*	*Acer mono*	*Tilia taquetii*	*Ulmus laciniata*	*Ulmus propinqua*	Прочие виды	Число наблюдений
1	850—950	ЮВ—ЮЗ	Средние	Осадочные	15	42	26	—	—	3	—	12	2	—	—	—	—	—	—	—	133
2	600—700	СВ—ЮВ	»	»	57	20	12	—	3	1	3	—	—	—	—	1	—	1	—	1	148
3	600—800	С—В	Крутые	»	26	21	8	—	—	1	16	10	—	—	—	—	19	—	—	—	107
4	600—800	С—В	»	»	12	42	10	—	2	—	19	—	—	—	2	—	12	1	1	—	137
5	650—750	СЗ—ЮЗ	»	»	28	20	9	—	1	—	27	—	—	—	—	2	10	3	—	—	183
6	550—750	В—Ю	»	Эффузивные	43	—	—	—	3	—	7	7	—	—	33	—	6	1	—	1	91
7	350—550	З—Ю	Средние	Осадочные	69	2	—	—	2	—	4	—	—	—	11	—	2	—	—	9	45
8	450—650	СВ—ЮВ	Крутые	Эффузивные	37	4	2	10	—	2	6	—	1	—	22	2	13	1	1	—	133
9	200—400	В—Ю	Пологие	Осадочные	59	1	1	—	—	—	2	—	5	—	27	1	4	—	—	—	86
10	550—750	СЗ—ЮЗ	Средние	Эффузивные	17	11	14	13	7	—	—	—	4	1	31	—	2	—	—	—	116
11	500—700	СВ—СЗ	Крутые	»	6	—	3	60	—	—	—	—	—	—	31	—	—	—	—	—	62
12	400—500	С—В	»	»	3	3	2	4	19	3	3	—	8	1	52	1	1	—	1	1	155
13	150—350	В—Ю	Средние	»	4	—	—	6	6	—	—	—	4	—	75	—	—	1	2	4	156
14	100—300	С—В—Ю	Пологие	»	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	95	—	—	—	—	—	127
15	50—150	ЮВ—ЮЗ	»	»	2	—	—	—	—	3	—	—	—	1	94	—	—	—	—	—	197

ТАБЛИЦА 4

Характеристика типичных условий местопроизрастания и доля участия (%) доминирующих пород древесного яруса на ключевых участках (коренные и вторичные (в) леса)

№ пробной площадки	Абсолютная высота над ур. моря, м	Основные экспонированности склонов	Крутизна склонов	Горные породы	*Pinus koraiensis*	*Picea ajanensis*	*Abies nephrolepis*	*Larix komarovii*	*Betula mandshurica*	*Betula dahurica*	*Betula costata*	*Betula lanata*	*Populus davidiana*	*Alnus mandshurica*	*Quercus mongolica*	*Acer mono*	*Tilia taquetii*	*Ulmus laciniata*	*Ulmus propinqua*	Прочие виды	Число наблюдений
1	850—950	ЮВ—ЮЗ	Средние	Осадочные	15	42	26	—	—	3	—	12	2	—	—	—	—	—	—	—	13
4	600—800	С—В	Крутые	»	12	42	10	—	2	—	19	—	—	—	2	—	12	1	1	—	137
3	600—800	С—В	»	»	26	21	8	—	—	1	16	10	—	—	—	—	19	—	—	—	107
5	650—750	СЗ—ЮЗ	»	»	28	20	9	—	1	—	27	—	—	—	—	2	10	3	—	—	183
2	600—700	СВ—ЮВ	Средние	»	57	20	12	—	3	1	3	—	—	—	—	1	—	1	—	1	148
7	350—550	З—Ю	»	»	69	2	—	—	2	—	4	—	—	—	11	—	2	—	—	9	45
2в	600—800	С—В	Пологие	»	33	—	8	—	17	17	8	—	17	—	—	—	—	—	—	—	11
4в	750—850	С—З	Средние	»	—	—	—	—	48	—	52	—	—	—	—	—	—	—	—	—	21
3в	600—800	СВ—ЮВ	»	»	—	—	—	—	8	—	42	—	17	—	8	8	8	—	—	8	11
1в	850—950	СВ—ЮВ	Пологие	»	4	4	4	—	—	—	65	22	—	—	—	—	—	—	—	—	23
5в	600—700	С	»	»	—	—	—	—	—	—	—	80	—	—	—	—	20	—	—	—	5
10	550—750	СЗ—ЮЗ	Средние	Эффузивные	17	11	14	13	7	—	—	—	4	1	31	—	2	—	—	—	116
11	500—700	СВ—СЗ	Крутые	»	6	—	3	60	—	—	—	—	—	—	31	—	—	—	—	—	62
6	550—750	В—Ю	»	»	43	—	—	—	3	—	7	7	—	—	33	—	6	1	—	1	91
8	450—650	СВ—ЮВ	»	»	37	4	2	10	—	2	6	—	1	—	22	2	13	1	1	—	133
9	200—400	В—Ю	Пологие	Осадочные	59	1	1	—	—	—	2	—	5	—	27	1	4	—	—	—	86
11в	500—700	СВ—СЗ	Средние	Эффузивные	—	—	—	11	10	4	—	—	7	—	66	—	1	—	—	—	125
13	150—350	В—Ю	»	»	4	—	—	6	6	—	—	—	4	—	75	—	—	1	2	4	156
14	100—300	С—В—Ю	Пологие	»	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	95	—	—	—	—	—	127
15	50—150	ЮВ—ЮЗ	»	»	2	—	—	—	—	3	—	—	—	1	94	—	—	—	—	—	197
6в	600—8000	С—В	Средние	»	9	2	—	5	40	—	23	—	5	2	9	—	—	—	—	5	43
12	400—500	С—В	Крутые	»	3	3	2	4	19	3	3	—	8	1	52	1	1	—	1	1	155
7в	300—500	ЮВ—ЮЗ	Средние	Осадочные	7	—	—	—	17	—	10	—	12	—	34	—	15	—	—	5	41
9в	250—450	СВ—ЮВ	»	»	—	—	—	—	25	4	4	—	18	7	30	—	11	—	—	—	44
10в	600—800	СВ—СЗ	»	Эффузивные	—	—	18	18	18	—	9	—	9	—	9	9	—	—	—	9	11
8в	550—750	СВ—СЗ	»	»	—	—	—	20	20	5	10	—	25	—	5	5	10	—	—	—	20

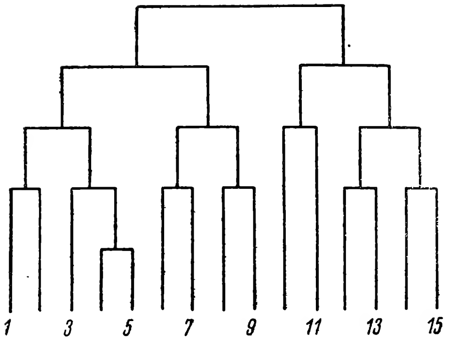


Рис. 2. Классификация ключевых участков по доминирующему составу коренных лесов.

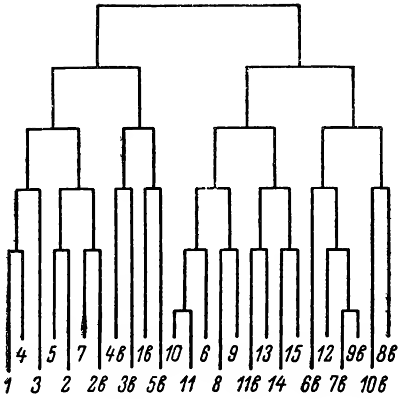

4 5 7 4в 1в 10 6 9 13 15 12 9в 8в
1 3 2 2в 3в 5в 11 8 11в 14 6в 7в 10в

Рис. 3. Классификация ключевых участков по доминирующему составу коренных и вторичных лесов.

В нашем случае x_i и y_i представлены частотой встречаемости доминирующих пород древесного яруса соответственно для каждой пары ключевых участков. Данную меру сходства можно нормировать по максимально возможному различию между каждой парой распределений таким образом, что получаемый коэффициент будет изменяться в пределах от нуля в случае абсолютного подобия до единицы в случае полного различия

$$I\,(H_1 : H_2)_{\max} = (N_1 + N_2)\ln\,(N_1 + N_2) - N_1 \ln N_1 - N_2 \ln N_2,$$

$$I\,(H_1 : H_2)_{\text{норм.}} = I\,(H_1 : H_2)/I\,(H_1 : H_2)_{\max}.$$

Используемая оценка сходства имеет и самостоятельное значение при анализе однородности распределений каких-либо свойств объектов, а при обобщении на n-мерный случай она дает оценку сопряженности. Более того, при справедливости нулевой гипотезы об однородности двух случайных выборок компонента «ошибки» $I\,(H_1 : H_2)$ имеет центральное χ-квадрат распределение с $c - 1$ степенями свободы. Это позволяет непосредственно по ее значению определить вероятность или уровень значимости отбрасывания этой гипотезы при сравнении $I\,(H_1 : H_2)$ с табличным значением стандартного χ-квадрат распределения.

В табл. 5 приведены нормированные коэффициенты сходства, на основе которых в соответствии с рассмотренной выше итерационной процедурой разбиения множества построена классификация ключевых участков. На рис. 2 представлен дихотомический граф классификации отдельно для коренных насаждений. В данном случае множество разбивается на четыре классификационных уровня, соответствующих детерминированному описанию выделенных классов с позиций конституент ($K = \log_2 15 \approx 4$). Обращаясь к табл. 3, проведем логический разбор принципов образования классов и попытаемся определить свойства, ответственные за разбиение множества, которые, являясь общими свойствами каждого из классов, позволяют построить конституенты.

В принципе выделение свойств, общих для каждого из классов, можно алгоритмировать и проводить их поиск и построение конституент также на ЭВМ, однако это представляет тему отдельной работы, выходящей за рамки данного сообщения.

Как видно из рис. 2, на верхнем иерархическом уровне классификации происходит разбиение множества на два класса, в каждом из которых выделяются два зависимых свойства, которые, являясь общими для них, и определили первое разбиение. Для первого класса общее выражается в высоком участии кедра при почти полном отсутствии дуба, для второго — в доминировании дуба при незначительной примеси кедра. Далее каждый из классов также распадается на два подкласса, совокупность которых следует рассматривать как основные классификационные единицы; их

ТАБЛИЦА 5

Матрица мер сходства между пробными площадями

№ пробной площадки	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	1в	2в	3в	4в	5в	6в	7в	8в	9в	10в	11в
1	0	20	22	12	18	61	53	54	61	42	85	71	89	99	96	39	45	66	56	82	56	73	80	85	60	95
2	20	0	26	28	18	42	23	35	32	40	82	69	84	98	93	63	30	74	69	99	57	72	78	84	63	92
3	22	26	0	14	11	40	40	32	44	50	85	72	91	98	94	28	46	59	67	38	62	61	74	77	76	96
4	12	28	14	0	09	52	48	39	54	43	82	65	84	94	91	40	49	48	52	82	51	53	66	68	61	88
5	18	18	11	09	0	43	35	31	41	47	85	71	88	99	96	32	42	45	49	83	52	59	68	77	61	95
6	61	42	40	52	43	0	17	18	12	34	55	39	38	49	45	57	47	50	67	52	47	28	66	47	70	48
7	53	23	40	48	35	17	0	21	12	39	66	56	60	79	71	72	45	67	78	92	46	48	75	68	76	75
8	54	35	32	39	31	18	21	0	13	22	35	37	43	57	55	62	41	49	79	82	50	35	46	51	47	47
9	61	32	44	54	41	12	12	13	0	28	55	41	44	56	51	75	57	41	89	88	56	35	65	53	65	54
10	42	40	50	43	47	34	39	22	28	0	27	20	29	50	47	82	40	65	79	91	41	33	44	40	34	29
11	85	82	85	82	85	55	66	35	55	27	0	42	35	54	52	91	77	88	99	99	66	61	62	70	53	34
12	71	69	72	65	71	39	56	37	41	20	42	0	13	27	27	75	37	41	52	91	26	18	27	15	29	10
13	89	84	91	84	88	38	60	43	44	29	35	13	0	15	14	96	62	66	80	99	49	29	53	38	53	09
14	99	98	98	94	99	49	79	57	56	50	54	27	15	0	01	99	89	86	99	99	82	52	85	52	85	17
15	96	93	94	91	96	45	71	55	51	47	52	27	14	01	0	97	81	86	99	99	77	50	87	53	86	19
1в	39	63	28	40	32	57	72	62	75	82	91	75	96	99	97	0	66	50	42	52	52	71	79	86	74	99
2в	45	30	46	49	42	47	45	41	57	40	77	37	62	89	81	66	0	56	59	99	37	43	44	48	50	62
3в	66	74	59	48	45	50	67	49	41	65	88	41	66	86	86	50	56	0	39	86	35	30	26	35	42	62
4в	56	69	67	52	49	67	78	79	89	79	99	52	80	99	99	42	59	39	0	99	20	49	51	51	57	74
5в	82	99	38	82	83	52	92	82	88	91	99	91	99	99	99	52	99	86	99	0	99	82	85	83	99	94
6в	56	57	62	51	52	47	46	50	56	41	66	26	49	82	77	52	37	35	20	99	0	29	34	32	38	50
7в	73	72	61	53	59	28	48	35	35	33	61	18	29	52	50	71	43	30	49	82	29	0	32	14	49	30
8в	80	78	74	66	68	66	75	46	65	44	62	27	53	85	87	79	44	26	51	85	34	32	0	25	26	35
9в	85	84	77	68	77	47	68	51	53	40	70	15	38	52	53	86	48	35	51	83	32	14	25	0	48	24
10в	60	63	76	61	61	70	76	47	65	34	53	29	53	85	86	74	50	42	57	99	38	49	26	48	0	46
11в	95	92	96	88	95	48	75	47	54	29	34	10	09	17	19	99	62	62	74	94	50	30	35	24	46	0

Примечание. Нуль перед первой значащей цифрой опущен.

описание возможно на детерминированном уровне. В первом классе выделяется подкласс с 1 по 5, образованию которого послужило совместное доминирование кедра и ели при полном отстутствии дуба. Во втором подклассе (с 6 по 9) общим свойством является комбинация высокого участия кедра и дуба при почти полном отсутствии ели. Во втором классе в обособленный граничный подкласс выделились участки 10 и 11, чему способствовали специфичные распределения, общим свойством для которых является комбинация лиственницы и дуба. Общее свойство во втором подклассе (с 12 по 15) — абсолютное доминирование дуба. Эти свойства и позволяют построить конституенты для определения принадлежности лесорастительных комплексов данного района к тому или иному классу. Конституенты можно представить в виде дихотомической определительной таблицы, аналогичной по существу применяемой в систематике:

1. Доминирует кедр. . . . . 2.
— Доминирует дуб. . . . . 3.
2. Доминирует или содоминирует ель. . . . . Темнохвойные леса.
— Содоминирует дуб. . . . . . . Широколиственно-хвойные леса.
3. Доминирует или содоминирует лиственница. . . . .
. . . . Широколиственно-светлохвойные леса.
— . . . . Широколиственные леса.

Таким образом, по данным свойствам логично выделяются четыре класса лесорастительных комплексов, отображающих варианты пространственных комбинаций формаций.

Наряду с этим проведенная классификация позволяет не только разбить множество на классы, но и провести содержательный анализ такого разбиения. Так, в приведенном примере особенности структуры коренных насаждений в каждом из выделенных классов хорошо отражают условия местообитания, или, напротив, использованная характеристика для классификации, наиболее аккумулирующая в себе условия местообитания, позволяет проследить формирование и особенности генезиса структуры лесорастительных комплексов. Например, коренные насаждения, принадлежащие классу темнохвойных лесов, занимают в основном холодные местообитания, произрастая на верхних частях крутых склонов с преобладанием теневых экспозиций, сложенных осадочными породами. Широколиственно-хвойные леса занимают средние высоты, произрастая на склонах средней крутизны световых экспозиций, сложенных как осадочными, так и эффузивными породами. Формации широколиственных лесов занимают теплые местообитания, произрастая на низких высотах по пологим склонам световых экспозиций.

Рассмотрим проведенную аналогичным образом классификацию того же множества, но с включением в него новых элементов, обладающих условным свойством вторичности происхождения лесов (рис. 3). В данном случае множество разбивается на пять уровней, причем даже при первом разбиении свойства, определяющие выделение двух подмножеств, образуют более сложные комбинации по сравнению с первым вариантом. Так, для первого подмножества общим свойством является следующая комбинация пород: доминирует кедр или ель, либо доминирует береза ребристая или береза шерстистая. Во втором подмножестве стержневым свойством является доминирование дуба. В случае, если его участие невелико, высокое содержание имеет береза маньчжурская. Следующее разбиение порождается введенным свойством вторичности происхождения лесов. За исключением двух участков (2в и 11в) каждое из подмножеств разбивается на классы коренных и вторичных лесов. Более того, за исключением участка 7 в первом разбиении они оказываются в одном подмножестве, причем весьма логично объединение участков, разделенных на коренные и вторичные леса. Это позволяет проследить особенности формирования и генетической обусловленности структуры вторичных лесов, которая складывается породами, участвующими в коренных насаждениях. Вторичные леса оказываются в одном подмножестве с коренными не только за счет примеси этих пород в коренных лесах, но и в результате различной их реакции на условия местообитания. Как видно из табл. 4, первое разбиение обусловлено литологией, которая оказывается ведущим фактором, определяющим структуру лесорастительных комплексов. На следующем уровне классификации особенности формирования структуры лесов уже определяются высотой местоположения и комбинациями крутизны и экспонированности склонов. Так, например, в первом подмножестве темнохвойные леса замещаются насаждениями, сложенными березой ребристой и березой шерстистой, которые в основном занимают холодные местообитания. Во втором подмножестве коренные насаждения замещаются лесами с преобладанием березы маньчжурской, которые занимают более теплые местообитания, произрастая на средних и нижних высотах.

Таким образом, расширение множества и введение нового свойства приводят к несколько иной классификации. Происходит перегруппировка участков по другим классам. Участки 6, 8 и 9, относимые в первом варианте к классу с общим свойством доминирования кедра, во втором варианте включаются в класс со стержневым свойством доминирования дуба, которое и послужило объединению этих участков с этим классом. Перераспределение свойств привело и к редуцированию переходных формаций широколиственно-хвойных и широколиственно-светлохвойных лесов.

Следует отметить, что объединению в один класс, особенно на нижних иерархических уровнях, не обязательно соответствуют высокие меры сходства между элементами множества. Происходит это в результате рассмотрения отношений каждого элемента со всеми остальными, которые анализируются нелинейной процедурой классификации при возведении исходной матрицы мер сходства в k-ю степень. Такая операция приводит к выделению классов не только за счет аддитивных свойств, но и оценки неаддитивных составляющих, позволяющих учитывать нелинейные отношения высоких порядков. Например, в рассмотренной выше классификации коренных лесов на верхнем иерархическом уровне участок 10 со специфичным распределением доминирующих пород, относящихся к переходной формации, оказывается во втором классе, хотя он и имеет высокую меру подобия с участками 8, 9, включенными в первый класс. Это является результатом учета неаддитивной составляющей — в данном случае это участие лиственницы. Во втором варианте участок 6в по мерам сходства стоит близко к классу вторичных лесов первого подмножества, но оказывается в другом за счет нелинейных отношений между березой ребристой и березой шерстистой. Возникновение таких отношений обязано зависимости свойств, которая при классификации, например, линейным методом кластер-анализа будет искажать существующие отношения между элементами. Это особенно касается граничных элементов, имеющих при высоких порядках нелинейных отношений чаще всего высокие меры сходства между собой, хотя относящихся к разным классам.

Таким образом, рассмотренный метод итерационной процедуры беспороговой классификации, построенный на анализе сходящихся последовательностей, позволяет проводить дихотомическое разбиение множества на классы путем ортогонализации элементов в пространстве описаний. Совершенно безразлично, по одному или нескольким свойствам проводится классификация и, более того, на каком уровне они описаны — количественном или качественном. Дихотомическое разбиение дает возможность построения конституент для описания на детерминированном уровне каждого из выделенных классов. Перечисленные качества метода делают его весьма эффективным и удобным средством решения многих задач классификации, давая при этом единственно возможное разбиение исследуемого множества на классы.

Метод применялся нами и при системном исследовании, и конкретно при климатическом районировании Приморского края (Пузаченко и др., 1975; Пузаченко, 1976; Пузаченко, Скулкин, 1977).

Простота и наглядность метода, легкая реализуемость его на ЭВМ, можно полагать, значительно облегчат решение трудоемких задач классификации в геоботанических исследованиях, давая при этом однозначный ответ. Единственным требованием является обоснованный выбор свойств для каждой конкретной задачи и меры сходства объектов, предъявляемых для классификации.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1968). Об очередных задачах в области классификации растительности. В кн.: Основные проблемы современной геоботаники. Л. — Александрова В. Д. (1969). Классификация растительности. — Арманд Д. Л. (1964). Логичность географических классификаций и схем районирования. В кн.: Развитие и преобразование географической среды. М. — Барабаш Ю. Л., Б. В. Варский, В. Т. Зиновьев, В. С. Кириченко, В. Ф. Сапегин. (1967). Вопросы статистической теории распознавания. — Василевич В. И. (1975). Некоторые проблемы классификации фитоценотических объектов. Бот. ж., 60, 5. — Ковалевский В. А. (1967). Статистический подход к проблеме обучения распознавания образов. В кн.: Тр. III Всес. совещ. по автоматическому управлению (техн. киберн.). Вып. «Самонастраивающиеся системы. Распознавание образов. Релейные устройства и конечные автоматы». М. — Коэн П. Дж. (1969). Теория множеств и континуум-гипотеза. — Кульбак С. (1967). Теория информации и статистика. — Куратовский К. (1966). Топология. I. — Куратовский К., А. Мостовский. (1970). Теория множеств. — Миленький А. В. (1975). Классификация сигналов в условиях неопределенности. — Пугачев В. С. (1967). Статистические проблемы распознавания образов. В кн.: Тр. III Всес. совещ. по автоматическому управлению (техн. киберн.). Вып. «Самонастраивающиеся системы. Распознавание образов. Релейные устройства и конечные автоматы». М. — Пузаченко Ю. Г. (1976). Итерационный метод классификации. В кн.: Статистические методы исследования геосистем. Владивосток. — Пузаченко Ю. Г., Б. С. Петропавловский, В. С. Скулкин. (1975). Статистические модели геосистем и их компонентов. В кн.: Моделирование элементарных геосистем. Иркутск. — Пузаченко Ю. Г., В. С. Скулкин. (1977). Топологические основания выделения систем в географических науках. В кн.: Системные исследования природы. Вопросы географии. 104. — Сочава В. Б. (1961). Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов. Тр. Инст. биол. УФАН СССР. 27, Свердловск. — Сукачев В. Н. (1951). Основные принципы лесной типологии. Тр. Совещ. по лесной типологии.

Тихоокеанский институт географии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 24 VIII 1976.

УДК 519.27 : 581.162.1 : 576.16 : (005) 58

Г. С. Розенберг, Л. М. Гареева

О КОЛИЧЕСТВЕННОМ ОБОСНОВАНИИ ДОПУСТИМЫХ ПРЕДЕЛОВ РЕДУКЦИИ ЧИСЛА ВИДОВ ПРИ КЛАССИФИКАЦИИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ КРИТЕРИЕВ

G. S. ROSENBERG, L. M. GAREEVA. ON THE QUANTITATIVE BASING OF ADMISSIBLE LIMITS NUMBER OF SPECIES REDUCTION IN CLASSIFICATION USING FLORISTIC CRITERIA

Предлагается методика количественного обоснования пределов редукции числа видов при классификации сообществ с помощью флористических критериев. Процедура сравнения результатов классификаций одного и того же объекта при сокращении числа видов сводится к определению меры диссонанса — расстояния между этими результатами в пространстве видов. 50 описаний сообществ чиевников, полученных в среднем течении поймы р. Тола (МНР), послужили иллюстрирующим объектом. Приводятся результаты сравнения 36 классификаций. Наиболее близкой к классификации по полному списку получилась классификация без видов с постоянством 0.7 и выше и видов редкой встречаемости (менее 0.1).

Редукция числа признаков является первым условием оптимизации классификационной процедуры. Вопрос этот был достаточно подробно рассмотрен в обзоре В. И. Василевича (1972) и недавно вновь был предметом специального обсуждения (Westhoff, Maarel, 1973). Направление Й. Браун-Бланке выработало эмпирические пороги для сокращения числа классификационных признаков за счет исключения из обработки видов с высокой и низкой константностью. Х. Элленберг (Ellenberg, 1956), наиболее полно отразивший и методы, и методологию направления в описании метода фитоценологических таблиц, рекомендует пороги 70 и 10%.

Авторы сделали попытку проверить обоснованность этих порогов количественно; однако поскольку выполнение ряда параллельных классификаций со списком видов разной степени редукции весьма трудоемко, метод фитоценологических таблиц был заменен автоматической классификацией на основе коэффициента сходства Съеренсена. Программа построения дендрограммы уже обсуждалась в литературе (Миркин и др., 1976). Полным перебором всевозможных сочетаний «редукции сверху» (сокращение видов максимального постоянства) и «редукции снизу» (исключение из анализа редких видов) с шагом постоянства видов 0.1, доводимым до абсурда (классификация по одному недоминантному виду *Potentilla dealbata* Bge.), было выполнено 36 классификаций. Таким образом, задача состояла в сравнении результатов классификации разных объектов одним методом и выбора фактически «лучшего» объекта.

Исходным материалом для проверки предлагаемой методики являлись 50 описаний сообществ чиевников (формация Achnatherum splendens (Trin.) Nevski), выполненных в 1973 г. в среднем течении поймы р. Тола (МНР).[1] Достаточно подробная характеристика объекта приведена в работе Б. М. Миркина (1975). Чиевники поймы р. Тола контролируются двумя ведущими экологическими факторами — засолением и увлажнением — и потому достаточно разнообразны (представление о них можно получить по табл. 3).

Результаты выполненных 36 классификаций сравнивались следующим способом. Как было показано ранее (Лефевр, 1973; Розенберг, 1975), для оценки различия результатов двух классификаций необходимо ввести меру диссонанса. В качестве такой меры диссонанса предлагается величина (Миркин, Черный, 1970)

$$D(R, S) = \frac{1}{N(N-1)}\left[\sum_{i=1}^{n} |R_i|^2 + \sum_{j=1}^{m} |S_j|^2 - 2\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{m} |R_i \cap S_j|^2\right],$$

где $|R_i|$ — количество объектов в i-й группе ($i=\overline{1, n}$) классификации R, $|S_j|$ — количество объектов в j-й группе ($j=\overline{1, m}$) классификации S, $|R_i \cap S_j|$ — количество общих объектов для i-й и j-й групп этих классификаций, N — общее число объектов. Для $D(R, S)$ определена величина «ошибки» (Маамяги, 1976), что позволяет оценить достоверность различия мер диссонанса. Заметим, что величина $D(R, S)$ меняется от 0 до 1, причем $D(R, R)=0$.

Приведем пример определения величины $D(R, S)$.

Пусть $N=10$, $n=3$, $m=2$. Разбиение R содержит следующие элементы: $\{(1, 2, 3)\ (4, 5, 6, 7)\ (8, 9, 10)\}$, а разбиение S — $\{(1, 2, 3, 4, 5, 6)\ (7, 8, 9, 10)\}$. Тогда разбиение $R \cap S$ представляет собой $\{(1, 2, 3)\ (4, 5, 6)\ (7)\ (8, 9, 10)\}$. Количество объектов в каждой группе разбиений соответственно есть (3, 4, 3), (6, 4) и (3, 3, 1, 3). Отсюда

$$D(R, S) = \frac{1}{10 \cdot 9}\left[(3^2+4^2+3^2)+(6^2+4^2)-2(3^2+3^2+1^2+3^2)\right] = 0.3333.$$

---

[1] Описания выполнены группой геоботаников под руководством Б. М. Миркина, которому авторы выражают благодарность за представленный материал и консультации при выполнении данной работы.

ТАБЛИЦА 1

Значение величины $1-D\ (R,\ S)$ при «редукции снизу» (x) и «редукции сверху» (y) для второго ранга выделенных групп («эталонная» классификация $y=1$, $x=0$)

y	x					
	0	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5
1.0	1.00	0.94	0.83	0.85	0.37	0.13
0.9	0.91	0.92	0.87	0.73	0.26	0
0.8	0.91	0.92	0.87	0.73	0.26	0
0.7	0.89	0.98	0.71	0.44	0	0
0.6	0.89	0.98	0.71	0.44	0	0
0.5	0.85	0.80	0.42	0.09	0	0

Примечание. Нули в таблице означают, что классификации не были получены, т. е. все описания объединились в один класс.

ТАБЛИЦА 2

Значение величины $1-D\ (R,\ S)$ при «редукции снизу» (x) и «редукции сверху» (y) для второго ранга выделенных групп («эталонная» классификация $y=0.7$, $x=0.1$)

y	x					
	0	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5
1.0	0.98	0.90	0.92	0.86	0.37	0.13
0.9	0.91	0.93	0.82	0.80	0.23	0
0.8	0.91	0.93	0.82	0.80	0.23	0
0.7	0.89	1.00	0.87	0.50	0	0
0.6	0.89	1.00	0.87	0.50	0	0
0.5	0.87	0.89	0.60	0.16	0	0

В качестве «эталонной» классификации, с которой первоначально проводилось сравнение всех полученных результатов, была принята классификация по полному списку видов (подобно: Orloci, 1975). Результаты сравнения приведены в табл. 1. Самой близкой к «эталонной» классификации является группировка описаний при сокращении видов

ТАБЛИЦА 3

Фитоценотические коэффициенты выделенных групп описаний второго ранга

Вид	Номера групп второго ранга				
	1	2	3	4	5
Achnatherum splendens (Trin.) Nevski	2.571	5.000	2.913	4.000	3.147
Elymus chinensis (Trin.) Keng.	0.571		1.097	1.167	1.286
Taraxacum sp.		1.000	0.371	0.449	0.510
Potentilla dealbata Bge.			0.371	0.250	1.000
Chenopodium album L.	0.326		0.008	1.000	1.571
Potentilla bifurca L.	0.326		0.004		0.408
Carex duriuscula C. A. M.	1.143		0.023		0.123
Hordeum brevisubulatum (Trin.) Link			0.579		
Iris lactea Pall.	0.082		0.768	0.167	
Plantago maritima L.			0.511		
Saussurea amara DC.			0.397	1.389	0.184
Puccinellia macranthera Krecz.			0.454	0.250	0.082
Polygonum nodosum Pers.		1.000	0.425		0.020
Carex enervis C. A. M.			0.212		
Triglochin maritima L.			0.047		
Halerpestes salsuginosa (Pall.) Greene			0.765		
Artemisia laciniata Willd.			0.030	0.028	0.082
Potentilla anserina L.			0.208		
Poa subfastigiata Trin.			0.047		
Suaeda corniculata (C. A. M.) Bge.		2.400	0.008		
Puccinellia tenuiflora (Griseb.) Scribn. et Merr.		2.400			
Allium polyrrhizum Turcz.	2.000	0.00	0.002		
Artemisia adamsii Bess.	0.020		0.047		
Limonium flexuosum (L.) Ktze.			0.008	0.694	
Chenopodium acuminatum Willd.	0.020			0.111	0.082
Allium odorum L.	0.184			0.250	
Plantago depressa Willd.			0.008	0.694	0.020
Astragalus adsurgens Pall.			0.008	0.111	0.082
Количество описаний в каждой группе	7	5	23	6	7

с постоянством выше 0.7 и ниже 0.1 (величина D (R, S) в этом случае недостоверно отличается от единицы).

Для подтверждения правильности выбора данных уровней было проведено сравнение тех же результатов классификации с новой «эталонной» (x=0.1, y=0.7). Эти результаты приведены в табл. 2.

Результаты этой «эталонной» классификации достоверно отличаются от всех остальных (кроме классификации по полному списку). Отсюда можно сделать вывод, что границы редукции x=0.1 и y=0.7 являются наиболее приемлемыми оптимизационными порогами. Сходство величин D (R, S) при x=0.7 и y=0.6 свидетельствует о том, что в списке видов не было объектов с постоянством от 0.6 до 0.7.

В табл. 3 приведена характеристика классификационных групп, полученных из 50 описаний чиевников по оптимальным уровням редукции видов.

В группы второго ранга (Миркин и др., 1976) объединилось 48 описаний (96%). Числовые значения в таблице представляют собой фитоценотический коэффициент — произведение постоянства вида в группе на его среднее покрытие, выраженное в пятибалльной шкале. Выделенные единицы, как представляется авторам, достаточно экологичны, хотя синтаксономический ранг их различен, что не противоречит формальности процедуры: при синтаксономическом анализе сходство оценивается уже не чисто количественно, а учитывается существенность экологической информации о различиях фитоценонов по характеру дифференцирующих видов. Первая единица — чиевники с луком *Allium polyrrhizum* Turcz., т. е. наиболее сухой вариант солончаковатых сообществ формации. Вторая единица — чиевники сведовые (*Suaeda corniculata* (C. A. M.) Bge.) — крайняя степень засоления в условиях лугового увлажнения. Три последующих единицы могут быть объединены в одну ассоциацию чиевников вострецовых ((*Elymus chinensis* (Trin.) Keng.), причем единицы 3—4—5 представляют собой ряд уменьшения засоления и увлажнения. В целом три выделенных ассоциации соответствуют типам чиевников, которые описал А. А. Юнатов (1954).

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника, 1. — Лефевр В. А. (1973). Конфликтующие структуры. — Маамяги А. (1976). Экспертная классификация объектов. Проверка статистической гипотезы о значимом различии двух классификаций. В кн.: Модели, алгоритмы, программы для решения экономических задач. — Миркин Б. М. (1975). О принципах типизации хорологических единиц растительного покрова речных пойм. Бот. ж., 60, 3. — Миркин Б. М., Л. Г. Наумова, Г. С. Розенберг, Л. Ф. Тарасевич. (1976). Опыт использования дендрограммы для выделения сопряженных групп видов. Экология, 3. — Миркин Б. М., Л. Б. Черный. (1970). Об измерении близости между различными разбиениями конечного множества объектов. Автоматика и телемеханика, 5. — Розенберг Г. С. (1975). О сравнении различных методов автоматической классификации. Автоматика и телемеханика, 9. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. — Ellenberg H. (1956). Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Einfüh. in die Phytologie von H. Walter, 4. Grundl. der Vegetationsgliede, 1. Stuttgart. — Orloci L. (1975). Multivariate analysis in vegetation research. — Westhoff V., E. Maarel van der. (1973). The Braun-Blanquet approach. In: Handbook of vegetation science. Part 5. Ordination and classification of vegetation.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 23 VI 1977.

УДК (581.332+581.331.2).001.2 : 253 (470.1)

Л. Д. Никифорова

СУБРЕЦЕНТНЫЕ СПОРОВО-ПЫЛЬЦЕВЫЕ СПЕКТРЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

L. D. NIKIFOROVA. SUBRECENT SPORE-POLLEN SPEKTRA OF THE MIDLLE TAIGA OF NORTH-EASTERN EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

Изучение спорово-пыльцевых спектров 160 поверхностных проб средней тайги из бассейнов рек Северной Двины и Мезени позволило установить, что наилучшим образом зональный тип растительности отражается в спектрах напочвенных проб плакорных еловых лесов. При этом пыльца, выпадающая из атмосферы, играет важную роль при формировании спектров этих проб. На состав спектров аллювия большое влияние оказывают гидродинамические условия осадконакопления и характер растительности в долинах рек. Составу зональной растительности в значительной степени соответствуют спектры болотных и озерных отложений.

Сведения о спектрах поверхностных проб северо-востока европейской части СССР относятся в основном к бассейну р. Печоры (Гричук, 1941; Прохорова, 1965; Смирнова, 1971). Основная цель данной работы состоит в выяснении особенностей формирования современных спектров отложений различного генезиса и установлении степени их адекватности растительному покрову средней тайги. Для этого были использованы результаты палинологического изучения 160 поверхностных проб, отобранных автором в бассейнах рек Северной Двины, Вычегды, Мезени и Пинеги.

Отбор образцов производился по заранее намеченным профилям, пересекающим разнообразные ландшафты средней тайги. Пункты отбора проб располагались таким образом, чтобы можно было получить представление об особенностях формирования спорово-пыльцевых спектров в различных растительных ценозах. Параллельно с отбором проб в этих точках геоботаником В. А. Сущеней проводилось описание растительного покрова. Напочвенные пробы брали из верхнего (1—2 см) слоя почв, образцы аллювия — с поверхности (2—3 см) отмелей, кос и разновысотных сегментов пойм. Русловой аллювий (2—3 см) опробовался по поперечным и продольным профилям шести рек посредством трубчатого бура В. Н. Сукачева, усовершенствованного Н. В. Кордэ. Верхний (2—5 см) слой жидкого ила озер отбирался с помощью поршневого бура Сукачева. Болотные пробы представлены верхним (2—3 см) слоем неразложившегося торфа (без современной болотной растительности).

Для построения спорово-пыльцевых диаграмм применялся способ Поста-Нильссона, при котором процентное содержание пыльцы трав и спор определяется по отношению к сумме пыльцы древесных пород, принимаемой за 100%.

Спектры напочвенных проб

Напочвенные пробы исследовались в основных лесных формациях подзоны — ельниках, пихтарниках, сосняках, а также во вторичных березняках (см. таблицу). Анализ полученных данных позволяет выделить для средней тайги три основных типа спорово-пыльцевых спектров поверхностных напочвенных проб.

Для первого типа характерны преобладание в общем составе пыльцы древесных пород (70—90%) и малое количество пыльцы трав и спор. К этому типу относятся пробы из ельников-черничников, ельников-кисличников, ельников мелкотравных и сосняков лишайниковых. Высокое содержание пыльцы ели (до 54%) или сосны (до 56%) в спектрах довольно хорошо отражает преобладание этих пород в соответствующих древостоях. Наиболее типичны для подзоны средней тайги пыльцевые

Результаты спорово-пыльцевого анализа напочвенных проб

Лесные формации и ассоциации	Ельники												Пихтарники высокотравные			
	черничные и кисличные				высокотравные				мелкотравные							
Таксационные показатели	8Е+2Б	7Е+2П+1Б	9Е+1Б	9Е+1Б	6Е+3Б+1П	7Е+2Б+1П	8Е+2Б	9Е+1Б	7Е+3Б	9Е+1Б	9Е+1Б+П	9Е+1Б	6Б+4П+Ос	7Е+3П+Ос	7Е+3П	7Е+2Б+1П
№ образца *	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Количество пыльцевых зерен и спор	438	429	235	424	476	1094	286	516	639	325	1363	301	373	802	1013	434
Пыльца деревьев и кустарников	355	352	223	391	289	304	143	253	577	253	1155	210	148	271	365	190
Пыльца трав и кустарничков	26	14	8	14	41	30	8	7	57	29	162	7	11	13	26	14
Споры	57	63	4	19	146	760	135	256	5	43	46	84	214	518	622	230
Пыльца деревьев и кустарников																
Abies sibirica **	1	17	—	13	2	6	1	—	—	—	7	—	13	42	14	8
Picea sp.	175	140	120	184	120	123	75	133	142	62	385	41	24	80	111	60
Pinus sylvestris	94	43	56	53	84	126	13	45	170	72	237	44	42	61	121	29
P. sibirica	—	4	—	4	12	4	—	—	—	—	17	—	4	—	4	—
Betula sect. *Albae*	53	120	34	93	40	26	31	51	240	100	437	109	44	53	81	68
B. humilis	—	—	—	10	3	—	3	—	6	—	18	—	4	3	—	7
B. nana	14	20	10	24	10	4	14	1	9	5	26	15	13	9	7	12
Alnus fruticosa	—	1	—	1	—	—	1	1	3	—	—	—	—	—	—	1
A. glutinosa	3	1	—	—	5	2	2	3	3	4	7	—	—	4	6	—
A. incana	14	4	2	4	10	10	6	15	4	8	18	1	4	17	20	3
Salix spp.	—	—	—	3	2	—	—	—	—	2	3	—	—	—	—	—
Tilia cordata	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1
Ulmus sp.	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Quercus sp.	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Carpinus betulus	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Corylus avellana	—	1	—	2	—	2	—	3	—	—	—	—	—	1	—	1
Пыльца трав и кустарничков																
Gramineae	2	—	2	2	20	5	—	—	—	1	10	1	2	1	4	1
Cyperaceae	—	—	—	—	1	—	1	—	11	—	3	1	—	—	—	—

* Места отбора образцов: 1, 7, 20 — в районе Ковозера; 2—6, 21—28, 30 — по профилю от с. Усть-Кулом (долина Вычегды) до возвышенности Жежимпарма; 8, 29, 32, 33 — в районе оз. Заднего; 9—12, 17, 19 — в среднем течении р. Большая Лоптюга; 13 — 16 на возвышенности Жежимпарма; 31, 34 — в районе оз. Синдорского.

** Названия родов и видов даны по «Флоре СССР».

Продолжение

Лесные формации и ассоциации	Ельники												Пихтарники высокотравные			
	черничные и кисличные				высокотравные				мелкотравные							
Таксационные показатели	8Е+2Б	7Е+2П+1Б	9Е+1Б	9Е+1Б	6Е+3Б+1П	7Е+2Б+1П	8Е+2Б	9Е+1Б	7Е+3Б	9Е+1Б	9Е+1Б+П	9Е+1Б	6Б+4П+Ос	7Е+3П+Ос	7Е+3П	7Е+2Б+1П
№ образца*	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Chenopodiaceae	2	1	—	1	—	1	1	1	1	3	3	—	1	1	—	1
Ericaceae	1	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—
Artemisia spp.	3	5	2	1	7	—	—	—	—	3	36	1	1	—	4	3
Caryophyllaceae	—	1	—	1	1	—	—	—	—	—	5	—	—	—	2	—
Polygonaceae	8	3	2	—	6	14	—	4	17	10	20	1	2	5	14	2
Ranunculaceae	—	3	2	—	4	1	1	1	10	4	36	1	1	4	1	—
Rosaceae	8	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	—	—	—
Epilobium sp.	1	—	—	8	—	1	4	—	—	—	6	—	—	—	—	6
Umbelliferae	—	—	—	—	1	—	—	—	2	—	8	—	—	—	—	—
Plumbaginaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—
Gentianaceae	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Boraginaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1	—	—
Labiatae	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Plantaginaceae	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Valerianaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	4	1	10	—	—	—	—	1
Dipsacaceae	—	—	—	—	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Companulaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—
Compositae	1	1	—	1	—	2	—	—	4	5	15	2	3	1	—	—
Неопределенные	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	5	—	—	—	—	—
								Споры								
Bryales	—	—	2	—	2	5	—	5	1	—	6	—	1	—	—	—
Sphagnales	23	—	2	—	4	5	4	—	—	—	—	1	6	4	4	—
Polypodiaceae	27	7	—	11	126	720	77	250	3	43	38	82	152	490	580	212
Ophioglossaceae	—	—	—	5	—	—	26	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Equisetum sp.	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lycopodium annotinum	—	48	—	2	8	10	22	—	1	—	1	—	—	18	16	17
L. clavatum	7	6	—	1	—	—	5	1	—	—	1	—	46	3	10	—
L. complanatum	—	—	—	—	4	15	—	—	—	—	—	1	7	3	8	—
L. selago	—	2	—	—	2	5	—	—	—	—	—	—	—	—	4	1

Продолжение

Лесные формации и ассоциации	Сосняки								Березняки и осинники высокотравные				Низинное болото			Верховое болото		
	лишайниковые			плауновые	брусничные	мелкотравно-черничные		осоково-сфагновые										
Таксационные показатели	10С	10С	10С	9С+1П	10С+Е	5С+4Б+Е	6С+4Ос+П	10С	5Б+5Ос	5Б+5Ос+Е	5Б+5Ос	6Ос+4Б	ед. С	ед. С	ед. С	ед. С	ед. С	ед. С
№ образца *	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
Количество пыльцевых зерен и спор	181	269	110	269	429	506	407	217	439	452	549	297	158	349	124	219	255	190
Пыльца деревьев и кустарников	170	261	93	176	342	453	359	156	112	205	171	196	125	289	100	139	152	133
Пыльца трав и кустарничков	7	6	8	6	48	45	45	19	19	88	89	35	31	59	3	43	10	6
Споры	4	2	9	87	39	8	3	23	308	159	289	66	2	1	21	37	93	51
Пыльца деревьев и кустарников																		
Abies sibirica **	—	2	—	4	—	—	—	—	—	3	3	3	—	3	—	—	2	—
Picea sp.	40	99	16	24	95	110	84	35	4	50	44	64	17	71	12	41	31	37
Pinus sylvestris	90	145	41	111	158	169	149	78	16	39	36	31	82	125	71	68	71	41
P. sibirica	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	3
Betula sect. *Albae*	24	7	23	25	68	151	92	33	83	89	63	83	21	54	13	22	30	42
B. humilis	4	—	—	—	—	—	2	—	—	5	4	2	—	3	—	—	—	—
B. nana	10	4	2	8	6	6	16	7	9	15	16	10	1	30	3	4	10	8
Alnus fruticosa	2	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	1	—	—	—	—
A. glutinosa	—	—	2	2	2	5	7	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—
A. incana	—	3	5	—	10	11	7	1	—	3	2	2	3	1	1	2	3	2
Salix spp.	—	—	—	—	2	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Tilia cordata	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Ulmus sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—
Quercus sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Carpinus betulus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Corylus avellana	—	1	4	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	—
Пыльца трав и кустарничков																		
Gramineae	—	2	1	—	—	7	3	2	5	36	49	2	2	5	—	20	—	—
Cyperaceae	3	1	1	—	3	5	2	17	1	18	8	2	25	51	—	13	1	—

Продолжение

Лесные формации и ассоциации	Сосняки								Березняки и осинники высокотравные				Низинное болото			Верховое болото		
	лишайниковые			плауновые	брусничные	мелкотравно-черничные		осоко-во-сфагновые										
Таксационные показатели	10С	10С	10С	9С+1П	10С+Е	5С+4Б+Е	6С+4Ос+П	10С	5Б+5Ос	5Б+5Ос+Е	5Б+5Ос	6Ос+4Б	ед. С	ед. С	ед. С	ед. С	ед. С	ед. С
№ образца *	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
Chenopodiaceae	—	—	—	2	2	3	1	—	1	1	3	1	1	—	—	—	—	1
Ericaceae	—	2	5	—	8	16	6	2	1	—	—	—	2	—	—	5	7	2
Artemisia spp.	—	—	1	2	5	8	11	—	3	5	2	5	—	1	2	1	—	1
Caryophyllaceae	—	—	—	—	2	—	—	—	1	1	5	4	—	2	—	—	—	—
Polygonaceae	—	1	—	2	9	1	—	6	—	11	4	3	1	—	—	1	—	2
Ranunculaceae	—	—	—	—	6	1	9	—	2	1	14	—	—	—	1	1	—	—
Rosaceae	—	—	—	—	2	—	—	3	5	—	—	—	—	—	—	—	2	—
Epilobium sp.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	15	2	17	—	—	—	—	—	—
Umbelliferae	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Plumbaginaceae	—	—	—	—	2	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gentianaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Boraginaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Labiatae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Plantaginaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Valerianaceae	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Dipsacaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Companulaceae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Compositae	1	—	—	—	6	—	7	3	—	—	2	1	—	—	—	—	—	—
Неопределенные	2	—	—	—	3	1	3	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Споры																		
Bryales	2	—	—	—	1	5	1	2	1	—	21	—	—	—	—	1	1	1
Sphagnales	2	—	2	—	4	—	1	19	1	—	—	—	1	1	21	35	91	50
Polypodiaceae	—	2	3	—	26	—	1	—	303	150	250	32	1	—	—	—	—	—
Ophioglossaceae	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	19	—	—	—	—	—	—
Equisetum sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lycopodium annotinum	—	—	—	—	3	—	—	—	2	6	5	10	—	—	—	1	—	—
L. clavatum	—	—	3	80	1	—	—	—	—	—	4	2	—	—	—	—	1	—
L. complanatum	—	—	—	7	2	—	—	—	—	3	5	2	—	—	—	—	—	—
L. selago	—	—	1	—	2	3	—	—	—	—	4	1	—	—	—	—	—	—

спектры проб из ельников-черничников и ельников-кисличников, которые занимают свыше 60% площади лесов данной территории (Львов, 1971).

Интересно, что в пробах из указанных выше еловых лесов почти полностью отсутствуют пыльца представителей семейств брусничных и кисличных, а также споры зеленых мхов, широко распространенных в напочвенном покрове ельников-черничных и кисличных зеленомошной группы. Это, видимо, объясняется тем, что у многих растений, живущих под пологом сильно затененного елового леса, преобладает вегетативный способ размножения.

Небольшое количество пыльцы трав и спор в сосняках-лишайниковых связано со слабым развитием в этих лесах травяно-мохового яруса, представленного в основном различными видами лишайников.

Второй тип спектров поверхностных проб почв отличается высоким содержанием в общем составе (30—70%) спор папоротников и таежных видов плаунов.[1] К этому типу относятся спектры из ельников высокотравных, пихтарников высокотравных, сосняков плауновых и брусничных, вторичных березовых лесов на месте гарей и вырубок (см. таблицу).

Высокое содержание спор в ельниках и пихтарниках высокотравных объясняется широким распространением папоротников и плаунов в травяном ярусе этих лесов. Обилие спор этих растений в поверхностных пробах из молодых березовых лесов на месте гарей и вырубок, где в настоящее время папоротники и плауны почти не встречаются, указывает, вероятно, на «остаточный» характер спектров, отражающих существование здесь ранее еловых древесных формаций.

Третий тип спектров характеризуется максимальным содержанием в общем составе для всех напочвенных проб средней тайги пыльцы трав (до 25%) и относительно большим количеством спор. К нему относятся спектры почв ельников высокотравных и мелкотравных пойменного типа, сосняков осоково-сфагновых, осветленных березово-осиново-сосновых и осиново-березовых лесов, гарей и вырубок (см. таблицу), т. е. тех местообитаний, где благодаря осветлению лесов появляются такие светолюбивые злаки, как вейник, щучка и другие, или же в результате местного заболачивания интенсивно развиваются осоки и сфагновые мхи.

Состав спектра пыльцы древесных пород хорошо отражает характер древостоев — в ельниках преобладает пыльца ели, в сосняках — сосны, в березняках — березы.

Во всех типах спектров в незначительном количестве (до 7%) присутствует пыльца кустарниковых видов берез, и только на заболоченных участках озерных низин ее содержание возрастает до 10—12%. В пределах ареалов кедра и пихты (верхнее течение р. Вычегды, Южный Тиман) отмечается небольшое количество пыльцы этих пород, однако в поверхностном слое почв елово-пихтовых лесов Южного Тимана содержание пыльцы пихты достигает 9—15%.

В целом состав и соотношение пыльцы древесных пород в спектрах достаточно точно отражают преобладание той или иной породы в лесных формациях. Однако характер напочвенного покрова в этих сообществах можно установить не всегда, так как не все соэдификаторы таежной зоны находят адекватное отражение в спектрах. Это проявляется в отсутствии или малом содержании в спектрах пыльцы представителей семейства брусничных, кисличных, группы разнотравья или спор зеленых мхов и в повышенном содержании спор плаунов и папоротников.

Таким образом, выделенные типы спектров напочвенных проб хорошо отражают узколокальные и локальные черты растительного покрова. Однако для всех типов характерны и общие черты, в которых проявляются зональные признаки растительности. Это — наличие в спектрах пыльцы ели — породы-эдификатора таежной зоны — в количестве 20—40% (в среднем 32% по 36 образцам), присутствие пыльцы сосны (10—30%) и березы (10—30%). Зональный характер растительности более полно выражен в первом типе спектров, имеющем наибольшее распространение в средней тайге, где количество пыльцы ели в среднем 50%. Казалось бы, что в этих плакорных ельниках с абсолютным господством в древостое ели (до 90%) можно ожидать и господства ее пыльцы в спектрах, однако максимальное содержание пыльцы ели в них не превышает 54%. Следовательно, примерно половина спектра пыльцы древесных пород принесена воздушными потоками из иных лесных формаций с преобладанием сосны или березы. В атмосферу также попадает пыльца из сходных лесных ценозов — ельников.

---

[1] В отдельных случаях содержание спор в общем составе достигает 99%.

Для выяснения хотя бы примерных соотношений пыльцы местной и принесенной из других формаций были сопоставлены спектры древесных пород из монодоминантных лесных сообществ, состоящих либо из ели, либо из сосны.

Оказалось, что спектры плакорных ельников, удаленных от ближайших массивов сосновых лесов на 25 км, состояли в среднем (по 7 пунктам наблюдения) на 50% из пыльцы ели, 20% — сосны, 20% — березы. В пробах чистых сосняков (по 6 пунктам наблюдений) преобладала пыльца сосны (в среднем 47%) с подчиненным содежанием ели (25%) и березы (20%). Отсюда следует, что примерно 25% пыльцы ели, попавшей на поверхность почвы сосновых лесов, принесено из ельников воздушным путем. Видимо, примерно такое же количество пыльцы ели попадает и в спектры еловых лесов.

Следовательно, если учесть, что в поверхностном слое ельников содержится 50% пыльцы, принесенной из других лесных формаций (сосняков, березняков), а 25% из аналогичных ценозов, то становится очевидным, что четвертая часть спектра пыльцы древесных пород образуется за счет местной пыльцы, а остальные три четверти оседают из атмосферы. В составе пыльцевого дождя, сформированного над средней тайгой, примерно в равных пропорциях (около 30%) содержится пыльца ели, сосны и березы.

Вывод о большом участии пыльцевого дождя при формировании спектров напочвенных проб хорошо согласуется с данными Ритчи и Лихти-Федерович (Ritchie, Lichti-Federovich, 1967; Lichti-Federovich, Ritchie, 1968), указавших на важное значение переноса пыльцы в атмосфере.

Если сопоставить современное соотношение площадей, занятых в средней тайге еловыми, сосновыми и березовыми лесами (соответственно 60, 25 и 15% — по Львову, 1971), с примерными пропорциями пыльцы ели, сосны и березы в пыльцевом дожде, то окажется, что в его составе количество пыльцы ели вдвое меньше по сравнению с участием этой породы в древостоях, а пыльцы березы во столько же раз больше. Подобный вывод очень важен при интерпретации состава спектров в целях реконструкции растительного покрова прошлого.

Заключение о важной роли транспортировки пыльцы воздушным путем ставит перед нами один из важнейших методических вопросов палинологического анализа: насколько велико значение в составе пыльцевого дождя пыльцы, занесенной из других растительных зон? Для суждения о возможности дальнего заноса пыльцы из южных районов могут быть использованы данные о наличии пыльцы широколиственных пород в спектрах напочвенных проб.

Северная граница ареалов вяза и липы в настоящее время проходит вдоль нижнего течения р. Вычегды и среднего течения р. Северной Двины. (Флора северо-востока европейской части СССР, 1976), т. е. в непосредственной близости от мест отбора проб. Так, липа *Tilla cordata* Mill. произрастает только на юге Коми АССР по рекам Летке, Лузе и Сысоле обычно в качестве подлеска в ельниках травяных. Вязы *Ulmus laevis* Pall. и *U. scabra* Mill. крайне редко встречаются в прирусловой части поймы Северной Двины, местами — в нижнем течении Вычегды и в верховьях Сысолы. Пыльца вяза и липы на границе их ареалов присутствует в виде единичных зерен далеко не во всех напочвенных пробах.

Наиболее часто в спектрах встречается пыльца лещины (до 1—2%), ближайшие местообитания которой располагаются в Кировской обл. на расстоянии 400—450 км от места отбора проб.

В пробе из района оз. Заднего обнаружено одно пыльцевое зерно дуба. Северная граница распространения этой породы находится на 450 км южнее — по линии Вологда — Киров. Одно пыльцевое зерно граба было отмечено в пробе, взятой на южном склоне Жежимпармы, в 1300 км к северо-востоку от северной границы произрастания. Приведенные цифры расстояний возможного заноса пыльцы широколиственных пород, вероятно, не предельные.

Случаи дальнего заноса пыльцы широколиственных пород были отмечены нами также при изучении субрецентных спектров зоны лесотундры. Если в средней тайге примерно в 25% проб присутствовала пыльца этих пород, то в лесотундре лишь в 5% проб были обнаружены единичные зерна дуба (на расстоянии 800—900 км от границы ареала), вяза, липы (500—600 км) и лещины (700—800 км).

Полученные нами данные о распространении пыльцы широколиственных пород подтверждают мнение многих исследователей (Мальгина, 1950; Федорова, 1950, 1952, и др.) о том, что пыльца этих пород выпадает в основном в пределах их ареалов и лишь единичные зерна переносятся на сотни и тысячи километров (Кренке, Федорова, 1961).

Особого внимания заслуживает установленный нами факт возможности дальнего переноса в заметных количествах пыльцы лещины. Наличие в составе пыльцевого дождя занесенной издалека пыльцы широколиственных пород служит несомненным указанием на возможное участие в нем также пыльцы ели, сосны, березы и ольхи, принесенной из южной тайги.

Спектры аллювия

Аллювиальные пробы в подзоне средней тайги отбирались из русел, пойм и стариц шести рек (проанализировано 66 проб).

Соотношение между основными группами общего состава спектров аллювия значительно меняется. Так, содержание пыльцы древесных пород в них варьирует в пределах 26—98%, а пыльцы трав — 2 — 58%, тогда как споры составляют 0—65%. В аллювиальных пробах средней тайги можно выделить три типа спектров в зависимости от того, какие из трех групп преобладают в общем составе спектров.

Первый тип характерен для проб руслового аллювия средних рек (Пинега, Виледь), а также для пойменного аллювия крупных рек (Северная Двина, Вычегда). В нем преобладает пыльца древесных пород (65—97%), состав которой в значительной степени обусловлен характером растительности в долинах рек. Так, анализ проб аллювия в средней части долины Пинеги показал, что при изменении интразонального придолинного комплекса растительности существенным образом изменяются соотношения в группе пыльцы древесных пород. При пересечении рекой березово-еловых лесов в спектрах возрастает доля пыльцы березы (до 46%), при широком распространении сосновых боров на песчаных озерных равнинах в спектрах господствует пыльца сосны (до 60%). Там, где река течет в коренных берегах, покрытых еловыми лесами, в спектрах увеличивается количество пыльцы ели (до 30%).

Второй тип спектров характерен для руслового аллювия крупных рек — Северной Двины и Мезени. Он имеет для всех поверхностных проб самый высокий процент пыльцы трав (25—58%). Однако количество пыльцы древесных пород в них остается по-прежнему высоким (30—75%). Среди трав в этом типе спектров часто преобладает пыльца злаков (до 46%), полыней (до 26%), маревых (до 34%) и группы разнотравья (до 40%). Здесь также присутствует большое количество спор сфагновых мхов (до 70%). Такое значительное содержание сфагновых мхов устанавливается лишь в поверхностных пробах верховых болот.

В зависимости от характера приречной растительности (еловые, сосновые или березовые леса) в составе пыльцы древесных пород соответственно господствуют ель, сосна или береза.

Для первого и второго типов спектров характерно почти постоянное присутствие пыльцы широколиственных пород (липы и вяза — до 2—3%, лещины — до 1—3%). Увеличение содержания пыльцы этих пород в спектрах аллювия по сравнению с напочвенными пробами, во-первых, связано с приуроченностью липы и вяза к богатым почвам долин; во-вторых, в аллювиальные отложения пыльца может поступать за счет постоянного смыва с поверхности земли занесенной издалека пыльцы и концентрации ее в долинах. Кроме того, не исключено участие в составе спектров пыльцы, переотложенной из более древних отложений.

Третий тип спектров характерен для руслового аллювия малых рек (Сард, Кулом-ю) и для верховий средних рек (Вычегда, Виледь, Пинега), дренирующих водоразделы. В нем отмечается повышенное содержание спор (45—65%), при этом пыльцы деревьев и кустарников — 27—60%, трав и кустарничков — 5—20%. Эти спектры, особенно в верховьях рек, оказались близки спектрам напочвенных проб и в значительной степени адекватны современной растительности водораздельных пространств (еловым лесам). Содержание в них пыльцы ели достигает 20—34%, в составе пыльцы трав преобладают злаки и разнотравье, что соответствует характеру травостоя современных пойм малых рек.

Во всех пробах этой группы спектров господствуют споры многоножковых папоротников, количество которых превышает иногда более, чем в 2 раза, содержание пыльцы деревьев и кустарников. Споры плаунов, зеленых и сфагновых мхов встречаются постоянно, но в малых количествах, что сближает их со спектрами напочвенных проб. По мере расширения долин и увеличения роли придолинного комплекса растительности (береза и ольха на поймах, сосна на боровых террасах) в составе спектров возрастает процент их пыльцы.

Таким образом, анализ выделенных типов спектров аллювия показывает, что по соотношению основных компонентов они в значительной степени отражают интразональный характер растительности придолинного комплекса. Наиболее адекватны составу растительности подзоны средней тайги спектры аллювия малых и средних рек, пересекающих массивы плакорных еловых лесов. Хорошей иллюстрацией этого служит изменение в спектре содержания ели в зависимости от характера растительности приречной зоны. Так, на участках долин, пересекающих березовые леса, содержание пыльцы ели в спектре меняется от 1 до 14% (в среднем — 8% по 14 пробам). При широком развитии на песчаных террасах сосновых лесов количество пыльцы ели колеблется от 8 до 35% (в среднем — 18.5% по 15 пробам). На участках долин, где к реке подходят водоразделы с зональным типом растительности, содержание пыльцы ели возрастает до 14—39% (в среднем — 26% по 18 образцам).

Помимо характера растительности в долинах, большое влияние на состав спорово-пыльцевых спектров аллювиальных отложений оказывают условия осадконакопления, отраженные в гранулометрии осадка и типе аллювия.

Нами выяснена зависимость состава спектров аллювия от гранулометрического состава отложений в пределах одной фации аллювия — фации прирусловой отмели. Для этой цели в пяти пунктах рек Северной Двины и Вычегды были отобраны пробы различного гранулометрического состава — илы, пески тонкозернистые, среднезернистые. Этой фации соответствует наиболее устойчивый режим осадконакопления. В качестве примера рассмотрим, как меняется состав спектров в отложениях прирусловой отмели в верхнем течении Вычегды (у с. Усть-Кулом) в зависимости от размера частиц, слагающих осадки (рис. 1). В верхней по течению части косы, в песках среднезернистых субфаций верхней и средней части прирусловой отмели, где скорости течения максимальны для данной фации, в составе пыльцы древесных пород отмечается относительно высокое содержание пыльцы хвойных пород (ель — 15%, сосна — 30%), при этом пыльцы березы — 41%, ольхи — 2%.

В пробе из субфации затона, сложенной илами, содержание пыльцы березы увеличивается до 71%, ольхи — до 9%. Процентное соотношение пыльцы хвойных пород соответственно уменьшается (ели до 2%, сосны до 13%). Подобная картина обогащения осадков тонкого состава пыльцой лиственных пород наблюдается во всех исследованных пунктах.

Как видно из процентных соотношений, представленных на циклограммах (рис. 1), содержание пыльцы березы, ивы, ольхи в тонких разностях в 2—6 раз больше, чем в осадках более грубого состава. Количество пыльцы хвойных пород, наоборот, возрастает в песчанистых разностях аллювия.

Установленная зависимость станет понятна, если обратиться к данным о весе и диаметре пыльцевых зерен (Dyakowska, Zurzycki, 1959). Пыльца березы, ольхи, вяза, лещины имеет небольшие диаметр (24—26.9 мкм) и вес (9.37—9.85 ммг)[2] зерен и группируется в один тип спектра, присущий осадкам тонкого гранулометрического состава (илы тонкоалевритовые — размер частиц 10—50 мкм), осаждающегося из тонкой взвеси при малых скоростях течения (субфация затона в русловом аллювии).

Увеличение содержания пыльцы хвойных пород в песчаных разностях (размер частиц более 100 мкм) также является процессом естественной механической дифференциации частиц по их размеру и весу в более интенсивных гидродинамических условиях. Размер пыльцы ели — 102 мкм, а вес в 10 раз больше, чем у пыльцы березы.

Выявленные закономерности изменения спектра в зависимости от динамических условий осадконакопления объясняют основные, аномальные по сравнению с напочвенными пробами особенности состава спектров аллювия — более низкое содержание пыльцы ели и других хвойных пород в тонких разностях руслового аллювия и более высокое содержание в них пыльцы лиственных пород. Эти особенности формирования спектров руслового аллювия объясняют тот факт, что, несмотря на широкое распространение в средней тайге еловых лесов — 60% площади (Львов, 1971), участие пыльцы ели в составе спектров аллювия может быть весьма малым.

Для выявления связи между составом спорово-пыльцевого спектра и типом аллювиальных отложений исследовались пробы из старичного, пойменного и руслового аллювия. Как известно, для каждого типа аллювия характерен свой преобладающий гранулометрический состав осадков. Русловой аллювий представлен песками, алевритами и лишь в субфации затона — мелкоалевритовыми илами. Пойменному и старичному аллювию присущ преимущественно мелкоалевритовый и илистый состав осадков. Зависимость состава спектра от типа аллювия хорошо видна на примере поперечного профиля р. Вычегды у с. Айкино. Так, содержание пыльцы ели в отложениях руслового аллювия здесь почти в 3 раза больше, чем в пойменном аллювии, и в 4 раза — чем в старичном. Спектры старичного и пойменного аллювия, напротив, обогащены пыльцой березы и отчасти ольхи.

Примечательно, что в тех частях долины, где различия в гранулометрическом составе разных типов аллювия незначительны, колебания в составе спектров тоже малы. Так, в долине Северной Двины у дер. Петухинской (рис. 2) осадки руслового и пойменного аллювия близки по крупности материала и в составе спектра древесных пород отмечается высокое содержание ели и сосны. Иной состав спектра в старичном аллювии и в осадках субфации затона руслового аллювия, представленных мелкоалевритовыми илами. В нем преобладает мелкая пыльца небольшого веса — березы и ольхи. Следовательно, связь между составом спектров и типом аллювия устанавливается через гранулометрический состав.

В качестве особого специфического типа спорово-пыльцевого спектра

---

[2] 1 ммг=10^{-9} г.

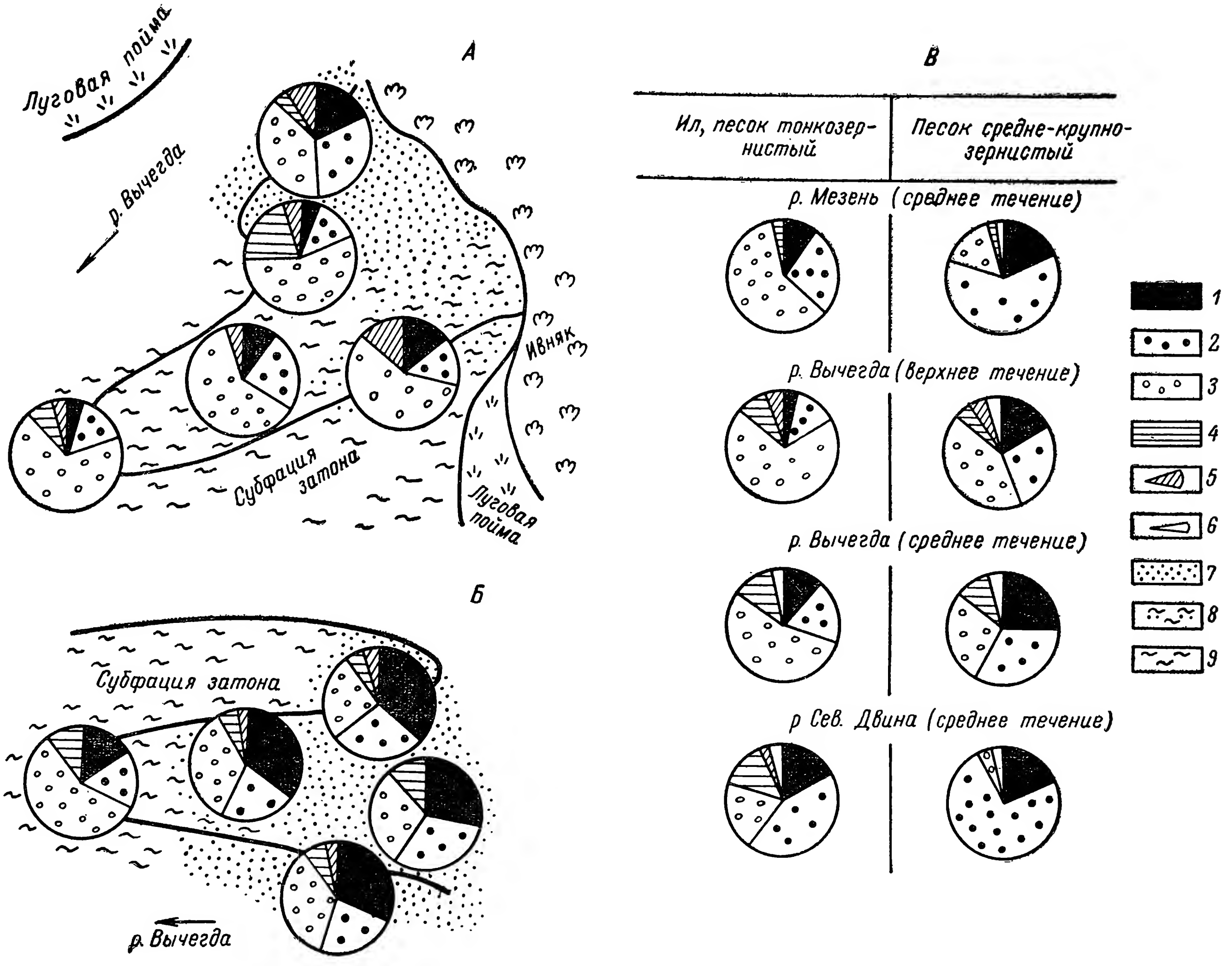


Рис. 1. Изменение содержания пыльцы древесных пород в зависимости от гранулометрии аллювия.

А, *Б* — фации прирусловой отмели р. Вычегды (*А* — р. Вычегда, с. Усть-Кулом; *Б* — р. Вычегда, с. Айкино); *В* — русловый аллювий рек Мезени, Вычегды и Северной Двины.

Пыльца: *1* — ели, *2* — сосны, *3* — березы, *4* — ольхи, *5* — ивы, *6* — пихты; гранулометрия: *7* — пески, *8* — песчанистые илы, *9* — илы.

аллювия можно выделить спектры пристрежневой фации руслового аллювия. Здесь, в зоне размыва, у подмываемых берегов в силу неустойчивости режима осадконакопления, больших скоростей течения, интенсивной турбулентности потока накапливаются плохо сортированные осадки различного гранулометрического состава. Спектрам этих отложений присущи непостоянство компонентов, плохая сохранность пыльцы и спор, высокое содержание переотложенной (палеозойской и мезозойской) пыльцы, более высокое содержание в составе спектра пыльцы и спор с наиболее устойчивой оболочкой (береза, папоротники). Нередко пыльца и споры почти полностью отсутствуют.

Как видно из вышеизложенного, при формировании спорово-пыльцевых спектров аллювия происходит наложение нескольких составляющих. Основными из них являются, с одной стороны, гидродинамические условия потоков, отраженные в гранулометрии осадков, с другой — растительность приречной зоны. Изменчивость соотношений компонентов спектра в аллювиальных отложениях затрудняет реконструкцию растительности прошлого.

Спектры озерных отложений

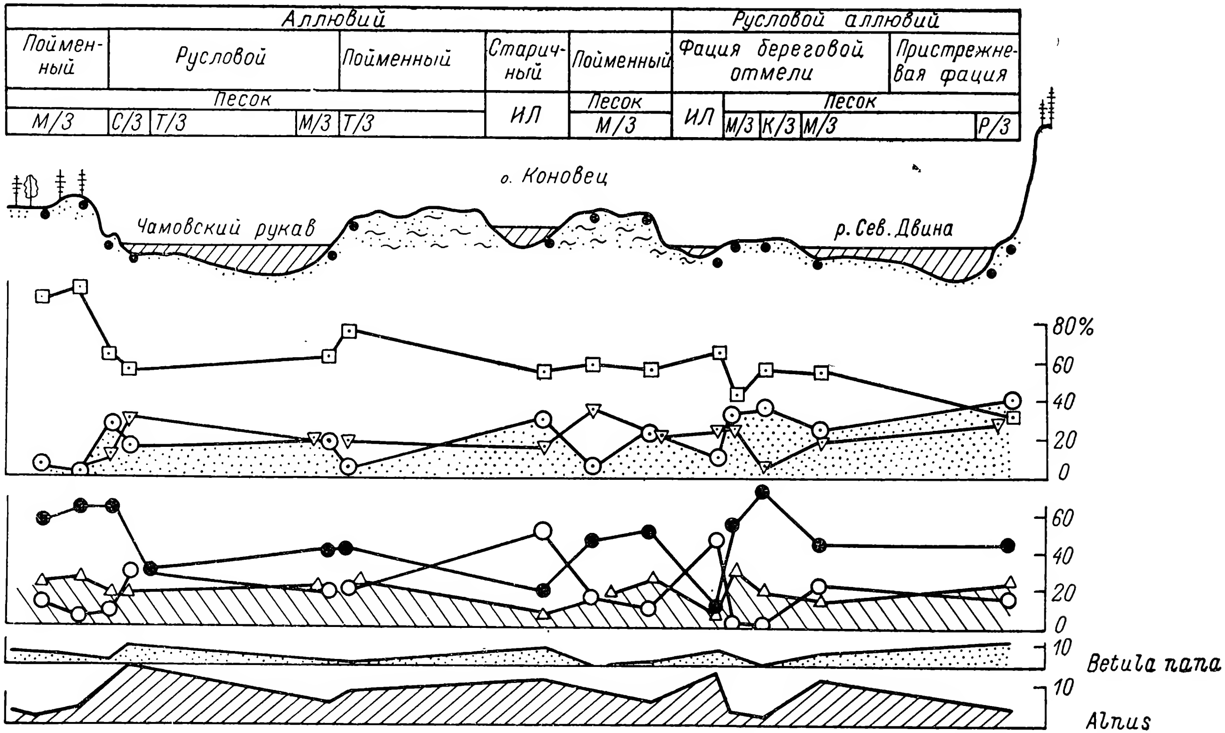
Донные пробы озерных отложений отбирались из четырех озер подзоны средней тайги: Заднего, Ковозера, Синдорского, Пинежского. Для спектров этих проб характерны абсолютное господство пыльцы древесных пород (85—98%) и небольшое количество трав и спор (менее 10%).

В Ковозере (рис. 3), где четко выделяются морфологические зоны (береговая отмель, переходная и глубинная зоны), намечается дифференциация пыльцевых спектров. Спектры из песчаных отложений береговой отмели обогащены пыльцой сосны. Для переходной зоны, сложенной песчанистыми сапропелями, характерно повышенное содержание пыльцы ели. В глубоководной зоне, осадки которой представлены тонкодетритовыми сапропелями, спектры обогащаются пыльцой небольшого веса и диаметра (береза, ольха, широколиственные породы). Подобная закономерность в распределении пыльцы древесных пород была отмечена М. В. Кабайлене (1969) для озер Эстонии.

По сравнению с пробами аллювия в озерных отложениях реже встречается пыльца широколиственных пород, однако ее количество несколько больше (2—3%), а состав более разнообразный (вяз, липа, дуб, клен, лещина). Так, в Ковозере в его глубоководной зоне осадки содержат 2—3% пыльцы вяза. Близ озера он не произрастает, но в долине Северной Двины в 60 км от озера в пойме встречены отдельные экземпляры. Единичная пыльца его, по-видимому, занесена издалека.

Пыльца трав и споры почти полностью отсутствуют в осадках глубинной зоны и составляют небольшой процент в осадках прибрежной. Споры папоротников и плаунов присутствуют в количестве 1—5%, в то время как в сопредельных ельниках высокотравных наблюдается повышенное их содержание (папоротников — 54—100%, плаунов — 20—48%). Это свидетельствует о том, что споры этих растений далеко не разносятся ветром. Пыльца водных растений представлена единичными зернами рдестовых и ежеголовниковых.

В донных отложениях оз. Заднего с плоским дном и однородным гранулометрическим составом пыльцевые спектры древесных пород сходны и имеют незначительные колебания по профилю. Содержание пыльцы ели меняется от 33 до 41%, сосны — от 30 до 36%, березы — от 19 до 36%. Иные соотношения в группе древесных пород получены для образца береговой отмели, где уменьшается количество пыльцы ели (16%) и березы (19%). Такое количественное изменение компонентов древесной части спектра, вероятно, связано с изменением гранулометрии осадков (сапропели сменились на пески), хотя и не исключено, что здесь сказалось влияние прибрежной растительности (сосновые леса на песчаных озерных террасах). Пыльца водных растений (рдеста, ежеголовника,


Аллювий
Русловой аллювий
Поймен-ный
Русловой
Пойменный
Старич-ный
Пойменный
Фация береговой отмели
Пристрежне-вая фация
Песок
М/З
С/З
Т/З
М/З
Т/З
ИЛ
Песок
М/З
ИЛ
Песок
М/З
К/З
М/З
Р/З
о. Коновец
Чамовский рукав
р. Сев. Двина
80%
60
40
20
0
60
40
20
0
10
Betula nana
10
Alnus

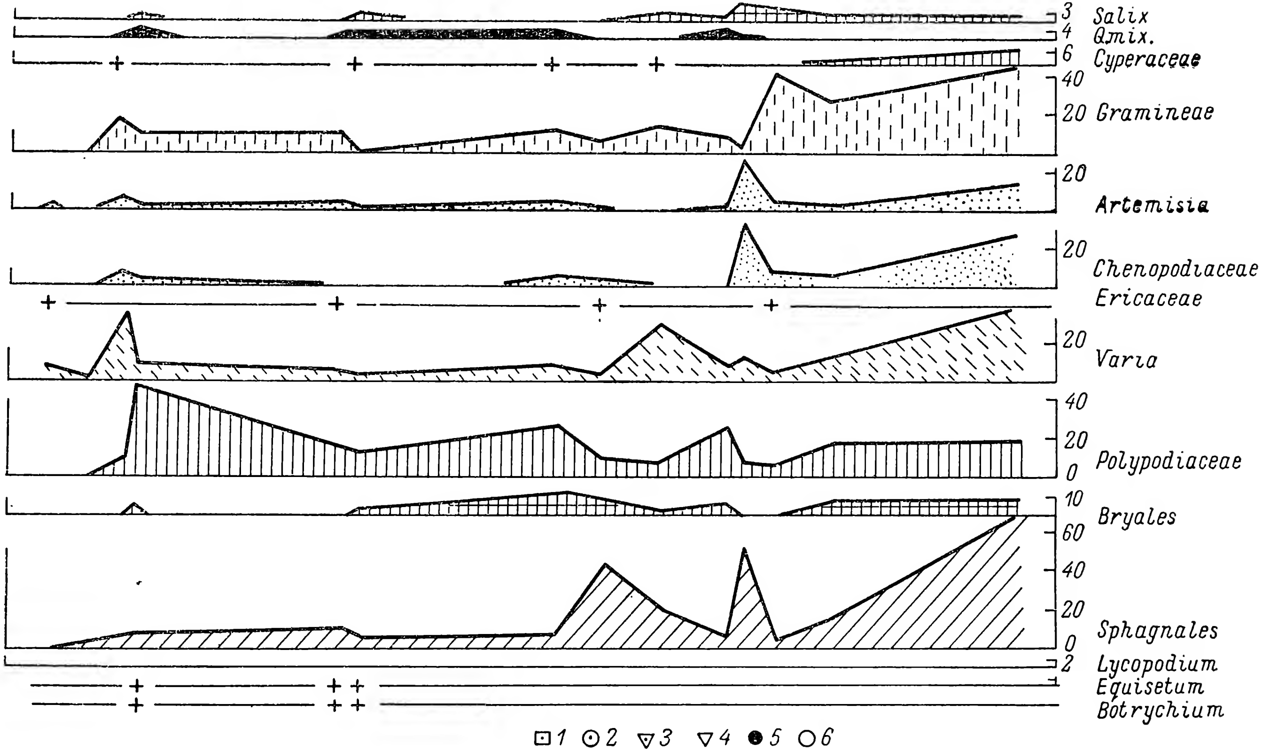
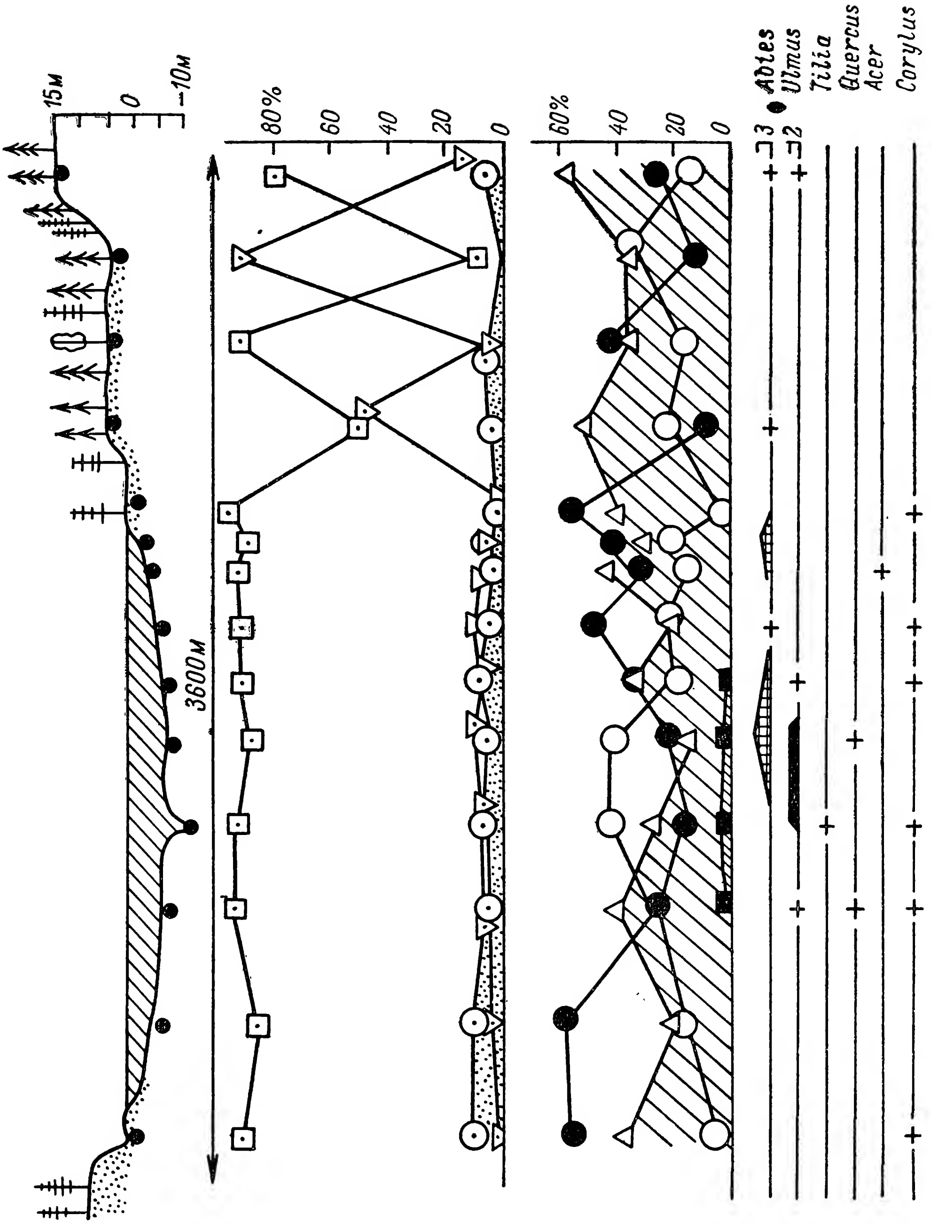


Рис. 2. Спорово-пыльцевая диаграмма аллювиальных отложений Северной Двины у дер. Петухинской.

Пыльца: *1* — деревьев и кустарников, *2* — трав и кустарничков, *4* — ели, *5* — сосны, *6* — березы; *3* — споры.
Песок: *т/з* — тонкозернистый, *м/з* — мелкозернистый, *с/з* — среднезернистый, *к/з* — крупнозернистый, *р/з* — разнозернистый.


15м
0
10м
3600м
80%
60
40
20
0
60%
40
20
0
3
2
Abies
Ulmus
Tilia
Quercus
Acer
Corylus

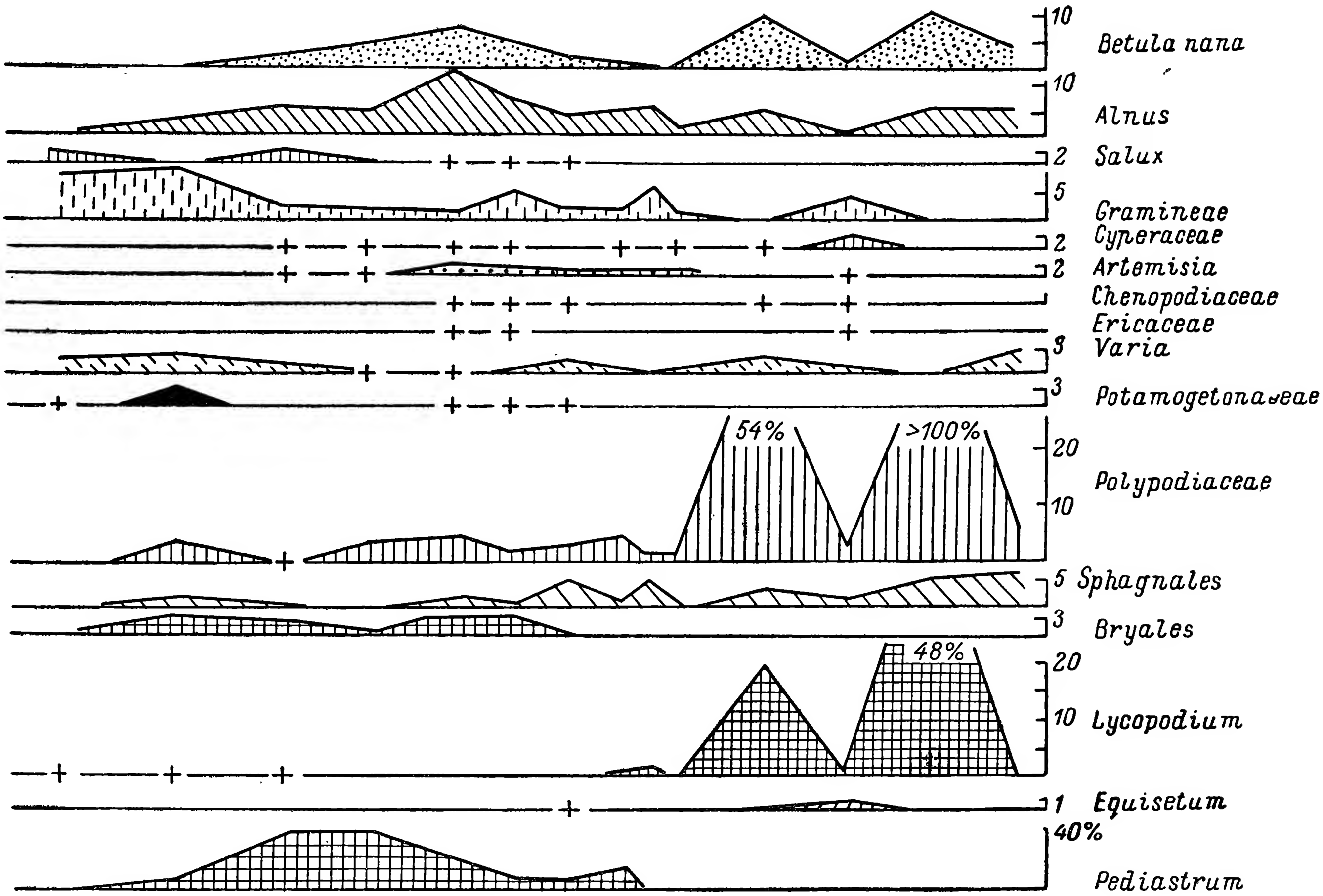


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма озерных отложений Ковозера.
Условные обозначения те же, что на рис. 2.

камыша) присутствует во всех образцах, достигая иногда 160% от суммы пыльцы деревьев и кустарников.

Таким образом, спорово-пыльцевые спектры донных озерных проб довольно хорошо отражают зональный характер растительности. Состав спектров количественно и качественно близок к наиболее распространенному первому типу спектров поверхностных напочвенных проб.

Спектры болотных отложений

Спектры болотных отложений средней тайги характеризуются господством пыльцы древесных пород (40—70%), высоким содержанием спор (30—50%) и небольшим количеством пыльцы трав (0—25%).

В группе пыльцы древесных пород близки соотношения пыльцы ели (22%), сосны (39%) и березы (27%). Присутствует пыльца пихты, кедра, вяза, лещины (единичные зерна). В спектрах верховых болот отмечается высокое содержание спор сфагновых мхов, в низинных — пыльцы осок. Количество пыльцы кустарниковых берез — 10—12%, вересковых — 1—5%.

Спектры болотных проб близки по процентному составу к озерным пробам и поверхностным пробам сосняков сфагновых и осоково-сфагновых, но отличаются от первых более высоким содержанием спор.

Таким образом, проведенные исследования субрецентных спектров поверхностных проб средней тайги европейского северо-востока позволили установить некоторые закономерности формирования спектров в различных растительных ценозах и разных по происхождению типах отложений. Наиболее полно зональный характер растительности отражается в спектрах напочвенных проб плакорных еловых лесов, где количество пыльцы ели достигает 54%. Пыльца ели в значительном количестве присутствует и в других лесных формациях, однако в сосняках господствует пыльца сосны, а в березняках — березы. Характер напочвенного покрова лесных формаций по спектрам пыльцы улавливается с трудом, так как не все соэдификаторы находят адекватное отражение в спектрах.

Спектры напочвенных проб показывают, что значительная часть пыльцы выпадает из атмосферы. Возможно, она составляет свыше 50% всей пыльцы напочвенных проб. В составе пыльцевого дождя, сформированного над средней тайгой, примерно в равной пропорции присутствует пыльца ели, сосны и березы. Доля заносной пыльцы широколиственных пород из южных районов незначительна.

Аллювиальные отложения по соотношению основных компонентов спектров хорошо отражают интразональный характер растительности речных долин. Большое влияние на состав спектров этого типа осадков оказывают гидродинамические условия осадконакопления, отраженные в гранулометрии породы и фациальном типе отложений. Установлено, что в тонких разностях аллювия снижается количество пыльцы хвойных пород и повышается содержание пыльцы березы, ольхи и ивы. Несмотря на широкое распространение в средней тайге еловых лесов, участие пыльцы ели в спектрах аллювия может быть весьма незначительным. Изменчивость соотношений компонентов спектров аллювия средней тайги делает эти осадки наиболее трудными при интерпретации голоценовых и плейстоценовых спектров.

Спорово-пыльцевые спектры озерных и болотных отложений близки зональному характеру растительного покрова.

ЛИТЕРАТУРА

Гричук В. П. (1941). Опыт характеристики состава пыльцы и спор в современных отложениях различных растительных зон европейской части СССР. Пробл. физ. геогр., вып. 11. — Кабайлене М. В. (1969). Формирование пыльцевых спектров и методы восстановления палеорастительности. — Кренке А. Н., Р. В. Федорова. (1961). Пыльца и споры на поверхности Земли Франца-Иосифа. Матер. гляциолог. исслед., 2. — Львов П. Н. (1971). Природа лесов европейского Севера и ведение в них хозяйства. — Мальгина Е. А. (1950). Опыт сопоставления распространения пыльцы некоторых древесных пород с их ареалами в пределах европейской части СССР. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 46. — Прохорова К. В. (1965). Сравнение состава современной растительности с субфоссильными спорово-пыльцевыми спектрами (в условиях северной тайги). Бот. ж., 50, 5. — Смирнова Т. И. (1971). Современные спорово-пыльцевые спектры восточной части Большеземельской тундры. Спорово-пыльцевой анализ при геоморфологических исследованиях. — Федорова Р. В. (1950). Распространение ветром пыльцы дуба. Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу, 1948. — Федорова Р. В. (1952). Количественные закономерности распространения пыльцы древесных пород воздушным путем. Тр. Инст. геогр. АН СССР, 52. — Флора северо-востока европейской части СССР. (1976). II. — Dyakowska J., J. Zurzycki. (1959). Gravimetric studies on pollen. Bull. Acad. Polon. Sci., Cl., II, 7. 1. — Ritchie J. C., S. Lichti-Federovich. (1967). Pollen dispersal phenomena in Arctic-Subarctic Canada. Rev. Palaebot. Palynol., 3. — Lichti-Federovich S., J. C. Ritchie. (1968). Recent pollen assemblages from the Western interior of Canada. Rev. Palaeobot. Palynol., 7, 4.

Всесоюзное аэрогеологическое
научно-производственное объединение
«Аэрогеология»,
Москва.

Получено 14 XI 1975.

УДК 581.14 : 631.542 : 631.534.6 (571.6)

М. Н. Аврамчик, В. М. Тагильцева

ЖИЗНЕННЫЙ РИТМ НЕКОТОРЫХ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД И КУСТАРНИКОВ

M. N. AVRAMCHIK, V. M. TAGILTSEVA. LIFE RHYTHM OF FAR EASTERN WOOD SPECIES AND SHRUBS

Рассматриваются особенности сезонных ритмов хвойных и некоторых лиственных деревьев и кустарников в зависимости от ареала и исторического развития. Согласованность ритмов с погодными условиями определяет жизненность и устойчивость местных пород к неблагоприятным климатическим условиям.

В жизненных ритмах дальневосточных растений почти не сохранилось следов тропического происхождения. Изменения климата на протяжении миллионов лет от равномерно теплого в палеогене до современного с его резко выраженной сезонной периодичностью, увеличением сухости воздуха и солнечной радиации (Борисов, 1965; Марков, 1966; Цвелев, 1969, и др.), вызвали появление у растений соответствующих приспособлений, которые проявляются в строении побегов, почек, листьев, в ускорении их развития и физиологических процессов (Хохряков, 1969).

Изучая жизненные ритмы некоторых представителей дальневосточной флоры, произрастающих в дендрарии ДальНИИЛХ (г. Хабаровск), мы отмечали (Аврамчик и др., 1973), что они неодинаковы, хотя все эти растения обитают в одинаковых условиях муссонного климата.

Особенности климата Дальнего Востока описаны во многих работах (Алисов, 1956; Витвицкий, 1961; Свердлова, 1967; Таранков, 1974, и др.). В районе Хабаровска в разные годы наблюдаются значительные колебания температур, распределения осадков и сроков наступления фенологических сезонов года, а также сдвиги сезонных изменений погодных условий от одной до трех декад. Переход температуры воздуха через 0° весною обычно происходит в первой — второй декадах апреля, а осенью — в третьей декаде октября или первой декаде ноября. Период активной вегетации растений (при температуре выше 10°) в Хабаровске продолжается со второй декады мая по третью декаду сентября, а иногда — по первую декаду октября; в среднем этот период составляет 142 дня, но не превышает 178 дней. Изменения погоды особенно сильно сказываются, если они происходят в начале или в конце вегетационного периода.

ТАБЛИЦА 1

Сроки фенофаз изученных растений за 25—30 лет и их сдвиги в разные годы

Фенофазы	Ранние	Средние	Поздние
Набухание и раскрывание почек	3 III—2 IV (17%)	3 IV—2 V (82%)	3 V—1 VI (1%)
Зеленение и облиствение побегов	2—3 IV (8%)	1—3 V (88%)	1—3 VI (4%)
Цветение	2 IV—2 V (39%)	3 V—3 VI (52%)	1 VII—2 VIII (9%)
Созревание плодов и семян	1 V—3 VI (12%)	1 VII—3 VIII (56%)	1 IX—3 X (32%)
Пожелтение листвы и листопад	3 VIII—2 IX (12%)	3 IX—1 X (71%)	2 X—1 XI (17%)

Первые сведения по фенологии местных пород в дендрарии Хабаровска имеются в работах И. Г. Ганенко (1958), Г. В. Сенчуковой (1963) и Г. П. Белостокова (1960). Этих данных недостаточно для выяснения сезонных ритмов развития растений. Мы использовали наблюдения первых двух авторов и архивные материалы последних десятилетий, хранящиеся в библиотеке ДальНИИЛХ, для установления средних многолетних дат, а также наши данные о росте и морфофизиологических процессах этих растений. Все это позволило составить представление о жизненном ритме дальневосточных пород. Средние многолетние сроки прохождения пяти основных фенологических фаз некоторых видов дальневосточной дендрофлоры выделены в три градации: раннюю, среднюю и позднюю (табл. 1). Сроки даны в пределах декад соответствующего месяца, а количество выражено в процентах от числа случаев, наблюдавшихся за 25—30 лет в дендрарии.

Виды местной дендрофлоры по времени весеннего пробуждения в фазе набухания и раскрывания почек и в начале фазы облиствения характеризуются средними сроками. Меньше всего видов имеют раннее и позднее развитие. Фаза цветения у большинства местных видов также наступает в средние сроки. Имеются и раноцветущие виды, а поздноцветущих мало. Фаза созревания плодов и семян у максимального числа видов приходится на середину лета и осень; весной и ранним летом созревают плоды и семена только у некоторых видов (ивы, тополи, осины, ильмы и др.). Пожелтение листвы и листопад также происходят в основном в средние сроки.

Учитывая сроки прохождения фаз, а также и сказанное выше о разногодичных сдвигах погодных условий в начале и конце вегетационного периода, мы пришли к заключению, что устойчивость местной дендрофлоры и полное ее развитие обусловливаются приуроченностью к средним срокам, характеризующимся наиболее благоприятными погодными условиями. У растений, которым свойственно прохождение фенофаз в ранние или поздние сроки, возможно несовпадение ритмов фаз и развития с благоприятными погодными условиями, а вследствие этого у них бывают повреждения побегов, почек, листьев и цветков.

Деревья и кустарники, произрастающие в центральной и южной частях Хабаровского края и в северной части Приморского, характеризуются более континентальным расположением ареалов по сравнению с видами, тяготеющими к Тихоокеанскому побережью и океаническим островам. Из наиболее типичных местных растений нами изучены 33 вида деревьев и 27 кустарников. Они широко представлены в лесах с различными экологическими и фитоценотическими условиями, а потому их жизненные ритмы могут служить эталоном при оценке таковых у растений с другими ареалами. Экологические условия на территории края очень разнообразны и варьируют в зависимости от широты, положения в рельефе и высоты места над уровнем моря. Они рассматриваются в литературе по растительности Дальнего Востока (Колесников, 1955; Куренцова, 1962; Толмачев, 1965; Воробьев, 1968, и др.). Большинство изученных видов является аборигенами, но некоторые из них — пришельцы, натурализовавшиеся на разных этапах геологической истории края. Бо́льшая часть территории Хабаровского края покрыта хвойными и хвойно-широколиственными лесами, поэтому интересно рассмотрение жизненных ритмов их основных представителей. Объектами наших исследований были ель аянская *Picea jezoensis*, кедр корейский *Pinus koraiensis*, пихта почкочешуйная *Abies nephrolepis*, ель сибирская *Picea obovata*, лиственница Гмелина *Larix gmelinii*, дуб монгольский *Quercus mongolica*, ясень маньчжурский *Fraxinus mandschurica*, орех маньчжурский *Juglans manshurica* и многие другие виды. Хотя выбранные растения не исчерпывают всего богатства дальневосточной флоры, но в отношении их имеются данные наиболее длительных фенологических наблюдений (7—26 лет), проводившиеся в дендрарии ДальНИИЛХ по методике, описанной Елагиным (1961) и другими, а также и сведения, характеризующие их жизненные ритмы. Представители этих видов уже многие годы растут на территории дендрария и проходят полный цикл развития за исключением пихты белокорой, посаженной позже, а потому не достигшей возраста плодоношения. Ареалы указанных растений приведены в работах Д. П. Воробьева (1968) и Н. В. Усенко (1969). Эти данные показывают, что большинство хвойных пород (кроме кедра корейского) имеет северное и континентальное распространение, а лиственные приурочены в основном к территории южнее Хабаровска, но также распространены в континентальной части материка.

Средние многолетние данные фенологических наблюдений в дендрарии приводятся в табл. 2, из которой следует, что, согласно принятой нами градации сроков, из числа хвойных пород лиственница Гмелина пробуждается рано, а потому относится по срокам развития к ранним. Фаза охвоения побегов у лиственниц, елей и пихты проходит в средний срок (первая — вторая декады мая). У кедра пробуждение проявляется в росте побегов, лишенных молодой хвои. У елей аянской и сибирской, а также пихты белокорой охвоение происходит одновременно с ростом молодых побегов.

Из лиственных пород в группу ранних относим иву Гультена *Salix hultenii*, черемуху азиатскую *Padus asiatica*, бузину Зибольда *Sambucus sieboldiana* и рябинник рябинолистный *Sorbaria sorbifolia*. Для лиственных пород характерен короткий срок пробуждения, длящийся от одной до полутора декад. У некоторых видов — бархата амурского *Phellodendron amurense*, березы плосколистной *Betula platyphylla*, вишни Максимовича *Cerasus maximowiczii*, ивы Гультена и других пробуждение продолжается до двух с половиной декад. Диапазон пробуждения кустарников также колеблется от полутора до двух с половиной декад. Рост листьев (определяемый глазомерно) продолжается от второй-третьей декады мая по первую (реже по вторую) декаду июня. Наиболее продолжительным ростом листьев отличаются аралия маньчжурская *Aralia mandshurica*, бархат амурский, боярышники, клен Гиннала *Acer ginnala*, орех маньчжурский, маакия амурская *Maackia amurensis* и ясень маньчжурский, что, вероятно, является наследием субтропического прошлого этих пород.

У вечнозеленых хвойных пород продолжительность жизни хвои различна: у лиственницы Гмелина — 1 год, у кедра возраст ее не превышает 3—4, реже 5 лет, у пихты — 4—5 лет, ели аянской — 5—6, а у ели сибирской — 6—7 лет. Продолжительность жизни хвои варьирует в зависимости от густоты и освещенности кроны дерева, поэтому на нижних ветвях она меньше. Как указал А. Цизляр (Cieslar, 1903, цит. по: Гулисашвили, 1960), жизнь хвои в разных климатических зонах различна и эта особенность наследственная, поэтому у пришельца с юга — кедра корейского (Нейштадт, 1957) — сохранились свойства роста побегов в средние сроки и короткая жизнь хвои. В противоположность ему северная по происхождению ель сибирская имеет наиболее длительную жизнь хвои, а начало роста ее побегов приходится на конец среднего срока (третья декада мая). Ель аянская и пихта белокорая, растущие в южной половине зоны хвойных лесов (Колесников, 1955), сохранили среднюю длительность жизни хвои и средний срок начала роста побегов.

ТАБЛИЦА 2

Средние многолетние данные по срокам прохождения фенологических фаз у дальневосточных древесных пород и кустарников, произрастающих в дендрарии ДальНИИЛХ

Вид	Число лет наблюдений	Набухание почек	Раскрывание почек	Начало облиствения	Полное облиствение	Начало пожелтения листьев	Полное пожелтение листьев	Начало опадения листьев	Полное опадение листьев	Начало цветения	Конец цветения	Начало созревания семян	Конец созревания семян
Древесные													
Picea jezoensis (Sieb. et Zucc.) Carr.	14	4 V	16 V	20 V	1 VI	—	—	—	—	28 V	3 VI	1 IX	8 X
P. obovata Ledeb.	19	6 V	14 V	21 V	2 VI	—	—	—	—	22 V	27 V	20 IX	3 X
Pinus koraiensis Sieb. et Zucc.	20	18 V	24 V	16 VI	30 VI	—	—	—	—	11 VI	20 VI	25 VIII	—
Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.	26	19 IV	29 IV	9 V	20 V	26 IX	4 X	5 X	21 X	5 V	11 V	17 VIII	5 IX
Abies nephrolepis Maxim.	19	7 V	17 V	21 V	6 VI	—	—	—	—	—	—	—	—
Aralia mandshurica Rupr. et Maxim.	22	3 V	10 V	15 V	12 VI	13 IX	23 IX	26 IX	5 X	1 VIII	17 VIII	30 VIII	17 IX
Phellodendron amurense Rupr.	22	3 V	15 V	24 V	12 VI	17 IX	27 IX	25 IX	8 X	16 VI	24 VI	14 IX	5 X
Betula dahurica Pall.	20	27 IV	10 V	17 V	31 V	15 IX	24 IX	20 IX	8 X	16 V	22 V	7 IX	23 IX
B. platyphylla Sukacz.	24	22 IV	2 V	8 V	27 V	15 IX	28 IX	24 IX	12 X	12 V	19 V	12 VIII	14 IX
B. costata Trautv.	8	24 IV	9 V	12 V	21 V	19 IX	28 IX	26 IX	8 X	5 V	17 V	—	—
Crataegus dahurica Koehne et Schneid.	18	26 IV	5 V	11 V	28 V	21 IX	30 IX	28 IX	9 X	29 V	10 VI	13 VIII	10 IX
C. maximowiczii Schneid.	18	27 IV	6 V	13 V	28 V	12 IX	26 IX	28 IX	9 X	29 V	11 VI	10 VIII	10 IX
C. pinnatifida Bunge	20	26 IV	6 V	13 V	28 V	18 IX	4 X	30 IX	11 X	6 VI	16 VI	22 VIII	30 IX
Cerasus maximowiczii (Rupr.) Kom.	17	26 IV	12 V	16 V	30 V	10 IX	25 IX	15 IX	30 IX	29 V	5 VI	29 VII	21 VIII
Pyrus ussuriensis Maxim.	16	30 IV	7 V	16 V	27 V	12 IX	28 IX	23 IX	4 X	14 V	26 V	25 VIII	20 IX
Quercus mongolica Fisch. ex Turcz.	19	3 V	11 V	18 V	2 VI	18 IX	28 IX	26 IX	13 X	21 V	21 V	27 VIII	10 IX
Salix hultenii Floder.	15	17 IV	6 V	12 V	26 V	29 IX	5 X	7 X	15 X	6 V	14 V	28 V	8 VI
Ulmus pumila L.	20	22 IV	6 V	13 V	28 V	20 IX	13 X	4 X	20 X	1 V	8 V	3 VI	12 VI
Acer tegmentosum Maxim.	19	28 IV	8 V	14 V	2 VI	12 IX	28 IX	24 IX	5 X	19 V	29 V	20 IX	6 X
A. ginnala Maxim.	21	2 V	9 V	12 V	2 VI	16 IX	26 IX	26 IX	8 X	7 VI	18 VI	24 VIII	20 IX
A. mono Maxim.	21	27 IV	11 V	19 V	31 V	18 IX	27 IX	25 IX	9 X	17 V	1 VI	17 IX	1 X
Tilia amurensis Rupr.	22	28 IV	11 V	20 V	30 V	17 IX	24 IX	21 IX	7 X	5 VII	15 VII	16 IX	30 IX
T. manshurica Rupr.	22	26 IV	12 V	18 V	30 V	17 IX	28 IX	25 IX	10 X	11 VII	21 VII	14 IX	28 IX
Maackia amurensis Rupr. et Maxim.	26	7 V	19 V	24 V	13 VI	22 IX	30 IX	30 IX	9 X	12 VII	20 VII	22 VIII	20 IX
Alnus hirsuta Turcz.	21	21 IV	5 V	13 V	28 V	29 IX	3 X	1 X	11 X	25 IV	1 V	21 IX	17 X

Juglans manshurica Maxim.	18	2 V	11 V	18 V	12 VI	12 IX	24 IX	19 IX	3 X	31 V	8 VI	2 IX	18 IX
Sorbus amurensis Koehne	21	2 IV	29 IV	10 V	26 VI	20 IX	28 IX	28 IX	7 X	29 V	11 VI	20 VIII	22 IX
Ligustrina amurensis Rupr.	19	21 IV	27 IV	8 V	23 V	14 IX	6 X	29 IX	10 X	21 VI	6 VII	12 IX	4 X
Populus suaveolens Fisch.	19	26 IV	5 V	14 V	24 V	11 IX	23 IX	20 IX	8 X	8 V	14 V	14 VI	25 VI
Padus asiatica Kom.	26	16 IV	22 IV	3 V	16 V	15 IX	30 IX	25 IX	9 X	20 V	1 VI	15 VII	6 VIII
P. maackii (Rupr.) Kom.	26	26 IV	4 V	15 V	27 V	17 IX	28 IX	24 IX	7 X	28 V	5 VI	12 VII	16 VIII
Malus pallasiana Juz.	16	20 IV	27 IV	7 V	22 V	15 IX	29 IX	26 IX	12 X	21 V	3 VI	15 VIII	26 IX
Fraxinus mandschurica Rupr.	20	6 V	15 V	20 V	10 VI	14 IX	27 IX	25 IX	9 X	17 V	25 V	28 IX	9 X
Кустарники и лианы													
Actinidia kolomicta Maxim.	21	28 IV	9 V	16 V	30 V	25 IX	3 X	3 X	11 X	12 VI	21 VI	9 VIII	27 VIII
Sambucus sieboldiana (Miq.) Schwer.	7	14 IV	24 IV	30 IV	25 V	12 IX	25 IX	20 IX	6 X	21 V	29 V	8 VII	15 VII
Euonymus sacrosancta Koidz.	17	26 IV	1 V	13 V	29 V	30 VIII	12 IX	18 IX	5 X	28 V	13 VI	10 IX	22 IX
E. pauciflora Maxim.	16	24 IV	4 V	10 V	27 V	18 IX	25 IX	25 IX	8 X	14 VI	10 VII	6 IX	19 IX
E. maackii Rupr.	19	23 IV	30 IV	7 V	28 V	17 IX	30 IX	25 IX	11 X	18 VI	2 VII	24 VIII	20 IX
Berberis amurense Rupr.	26	23 IV	1 V	12 V	24 V	20 IX	30 IX	1 X	12 X	30 V	6 VI	28 VIII	19 IX
Betula ovalifolia Rupr.	10	3 V	14 V	20 V	14 VI	12 IX	24 IX	20 IX	3 X	19 V	31 V	16 VIII	10 IX
Vitis amurensis Rupr.	25	2 V	15 V	22 V	5 VI	8 IX	28 IX	26 IX	7 X	18 VI	26 VI	5 IX	16 IX
Lonicera ruprechtiana Regel	23	23 IV	2 V	8 V	24 V	20 IX	2 X	1 X	6 X	27 V	8 VI	30 VII	1 IX
L. maximowiczii (Rupr.) Regel	21	26 IV	6 V	10 V	26 V	18 IX	29 IX	4 X	10 X	7 VI	19 VI	30 VII	20 VIII
L. chrysantha Turcz.	23	20 IV	26 IV	6 V	22 V	22 IX	6 X	2 X	12 X	30 V	10 VI	16 VII	20 VIII
L. edulis Turcz. ex Freyn	25	20 IV	25 IV	3 V	17 V	12 IX	24 IX	24 IX	5 X	13 V	25 V	13 VI	30 VI
Viburnum sargentii Koehne	22	24 IV	30 IV	7 V	24 V	20 IX	30 IX	29 IX	12 X	9 VI	25 VI	5 IX	29 IX
Caragana ussuriensis (Regel) Pojark.	23	22 IV	26 IV	7 V	22 V	21 IX	28 IX	3 X	9 X	26 V	9 VI	4 VII	14 VII
Lespedeza bicolor Turcz.	24	4 V	22 V	27 V	15 VI	16 IX	2 X	29 IX	19 X	12 VII	5 IX	25 IX	15 X
Corylus manshurica Maxim.	26	23 IV	6 V	15 V	2 VI	16 IX	28 IX	24 IX	12 X	27 VI	5 V	26 VIII	10 IX
C. heterophylla Fisch. ex Bess.	22	26 IV	6 V	17 V	28 V	16 IX	26 IX	28 IX	9 X	26 IV	6 V	20 VIII	9 IX
Schizandra chinensis (Turcz.) Baill.	26	26 IV	8 V	15 V	31 V	21 IX	28 IX	28 IX	9 X	4 VI	13 VI	26 VIII	18 IX
Rhododendron dauricum L.	22	22 IV	3 V	6 V	28 V	24 IX	10 X	9 X	24 X	3 V	20 V	26 IX	11 X
Rosa davurica Pall.	21	24 IV	2 V	12 V	25 V	15 IX	1 X	26 IX	18 X	7 VI	7 VII	18 VIII	15 IX
R. acicularis Lindl.	20	24 IV	28 IV	10 V	26 V	15 IX	25 IX	20 IX	6 X	4 VI	25 VI	18 VIII	17 IX
Sorbaria sorbifolia (L.) A. Br.	19	14 IV	22 IV	29 IV	14 V	16 IX	26 IX	24 IX	4 X	4 VII	5 VIII	19 IX	5 X
Physocarpus ribesifolia Kom.	18	28 IV	6 V	10 V	29 V	22 IX	10 X	1 X	20 X	12 VI	27 VI	18 VIII	25 IX
Spiraea salicifolia L.	20	21 IV	27 IV	7 V	19 V	20 IX	29 IX	29 IX	13 X	23 VI	10 VII	13 IX	17 X
S. media Schmidt.	16	20 IV	26 IV	5 V	22 V	14 IX	28 IX	20 IX	8 X	26 V	5 VI	5 VIII	18 VIII
Philadelphus tenuifolius Rupr. et Maxim.	22	25 IV	3 V	10 V	27 V	18 IX	28 IX	27 IX	10 X	15 VI	28 VI	20 IX	10 X
Eleuterococcus senticosus Maxim.	18	29 IV	8 V	15 V	27 V	18 IX	3 X	29 IX	12 X	17 VII	28 VII	3 IX	26 IX

Фаза цветения у елей и кедра проходит в средние сроки, у лиственницы она приурочена к раннему сроку. Созревание плодов и семян у этих пород находится в обратном соотношении : у лиственниц оно происходит в средний срок, а у кедра и ели — в поздний; у кедра семена созревают на второй год после цветения (Усенко, 1969).

Фазе цветения лиственных пород свойственны все три градации сроков. Основная масса кустарников и деревьев цветет в средние сроки. К числу раноцветущих относятся все виды берез, груша уссурийская *Pyrus ussuriensis*, ива Гультена, ильм низкий *Ulmus pumila*, клен мелколистный *Acer mono*, ольха волосистая *Alnus hirsuta*, тополь душистый *Populus suaveolens*, ясень маньчжурский и кустарники: жимолость съедобная *Lonicera edulis*, лещина маньчжурская *Corylus manshurica*, лещина разнолистная *C. heterophylla*, рододендрон даурский. К числу поздноцветущих деревьев относятся только три вида: аралия маньчжурская, липа амурская *Tilia amurensis* и липа маньчжурская *T. manshurica*.

Чем вызвано такое распределение растений по срокам цветения, сказать трудно. Помимо различного происхождения, на время цветения могла оказать большое влияние ценотическая среда многоярусных смешанных хвойно-широколиственных лесов, определяющая наилучшие сроки цветения для каждого вида. Для представителей маньчжурской флоры — аралии, акантопанакса, элеутерококка и, возможно, других видов — сроки цветения связаны с субтропическим или тропическим происхождением. Как отмечает В. З. Гулисашвили (1960, с. 82): «среди субтропических пород Китая, Японии и Кавказа имеются виды, которые цветут лишь поздней осенью или зимой». Он приводит пример с аралией японской *Aralia japonica*, у которой в Батумском ботаническом саду сохранился почти тот же срок цветения, что и на ее родине (в Японии — ноябрь — декабрь, в Батуми — октябрь — ноябрь).

Созревание плодов и семян, как и цветение, происходят в разные сроки в зависимости от характера приспособления растений. Раннее созревание их наблюдается у небольшого числа видов, цветущих рано весной (ивы, ильмы, тополя и др.), у большинства же плоды и семена созревают в поздний срок и лишь у трех видов плоды созревают в средние сроки, это вишня Максимовича *Cerasus maximowiczii*, черемуха азиатская *Padus asiatica* и черемуха Маака *P. maackii*.

Пожелтение листьев и листопад происходят в средние сроки, но эти фенофазы могут проходить и раньше из-за погодных условий второй половины сентября. Устойчивое и раннее пожелтение листьев и листопад свойственны аралии, бархату, боярышникам, вишне, груше, кленам, липам, ореху и другим видам. Среди кустарников также много видов, характеризующихся ранней раскраской листьев, например: бузина Зибольда *Sambucus sieboldiana*, бересклет священный *Euonymus sacrosancta* и др.

Мы уже указывали на некоторые особенности роста побегов у хвойных пород в связи с описанием их пробуждения и охвоения. В табл. 3 приведены количественные показатели линейного прироста побегов по данным наблюдений в дендрарии. Из этих данных можно заключить, что сроки роста побегов у хвойных и лиственных пород могут сильно колебаться. Например, у кедра, ели аянской и пихты начало его обычно совпадает с первой декадой мая, но может задерживаться до второй. Окончание роста боковых побегов приходится на первую — вторую декады июня, а верхних побегов может продолжаться до второй декады июля. У лиственницы молодые побеги начинают расти с третьей декады мая и заканчивают рост в третьей декаде июля. Таким образом, рост побегов у хвойных пород в среднем длится 5—6 декад.

Начало роста побегов у лиственных пород — дуба, ореха, ильма, клена зеленокорого *Acer tegmentosum*, сирени амурской *Ligustrina amurensis*, розы даурской *Rosa davurica* и бересклета Маака *Euonymus maackii* — совпадает с первой декадой мая, но из-за погодных условий может задерживаться до второй. Окончание роста побегов в длину происходит в тре-

ТАБЛИЦА 3

Годичный цикл развития побегов некоторых дальневосточных древесных пород (данные 1971—1974 гг.)

Вид	Годы наблюдений	Период роста побегов	Линейный прирост, см	Период скрытого роста	Период глубокого покоя	Период вынужденного покоя
Picea jezoensis	1971—1972	16 V—25 VI	10.1	26 VI—25 IX	26 IX—22 XII	23 XII—4 V
	1972—1973	4 V—27 VI	8.4	28 VI—19 IX	20 IX—9 I	10 I—17 V
	1973—1974	17 V—20 VI	12.8	21 VI—26 IX	27 IX—27 XII	28 XII—16 V
Pinus koraiensis	1971—1972	6 V—9 VII	15.0	10 VII—25 IX	26 IX—15 XII	16 XII—8 V
	1972—1973	8 V—27 VI	17.2	28 VI—19 IX	20 IX—12 XII	13 XII—2 V
	1973—1974	2 V—20 VI	12.5	21 VI—26 IX	27 IX—28 XI	30 XI—4 V
Abies nephrolepis	1971—1972	22 V—22 VI	8.5	23 VI—25 IX	26 IX—25 XII	26 XII—10 V
	1972—1973	10 V—30 VI	6.1	1 VII—19 IX	20 IX—18 XII	19 XII—16 V
	1973—1974	16 V—2 VII	10.6	3 VII—26 IX	27 IX—26 XII	27 XII—16 V
Larix gmelinii	1971—1972	4 VI—19 VII	8.5	20 VII—25 IX	26 IX—2 XII	3 XII—25 V
	1972—1973	25 V—20 VII	12.1	21 VII—19 IX	20 IX—4 XII	5 XII—3 VI
	1973—1974	3 VI—23 VII	11.3	24 VII—26 IX	27 IX—3 XII	4 XII—2 VI
Quercus mongolica	1971—1972	15 V—25 VI	6.2	26 VI—25 IX	26 IX—24 XII	25 XII—29 IV
	1972—1973	29 IV—10 VI	18.2	11 VI—19 IX	20 IX—20 XII	21 XII—15 V
	1973—1974	15 V—20 VI	15.6	21 VI—26 IX	27 IX—26 XI	27 XI—5 V
Juglans manchurica	1971—1972	12 V—25 VI	10.4	26 VI—25 IX	26 IX—28 XII	29 XII—22 IV
	1972—1973	22 IV—30 VI	43.9	1 VII—19 IX	20 IX—9 I	10 I—2 V
	1973—1974	2 V—2 VII	22.7	3 VII—26 IX	27 IX—18 I	19 I—5 V
Fraxinus mandschurica	1971—1972	17 V—19 VII	25.8	20 VII—25 IX	26 IX—19 XII	20 XII—12 V
	1972—1973	12 V—30 VI	24.4	1 VII—19 IX	20 IX—15 XII	16 XII—15 V
	1973—1974	15 V—20 VI	17.3	21 VI—26 IX	27 IX—12 XII	13 XII—14 V

тьей декаде июня, а верхних — во второй или в третьей декадах июля. Побеги ясеня маньчжурского, аралии маньчжурской, боярышника перистонадрезанного *Crataegus pinnatifida* и клена Гиннала начинают расти во второй, но чаще в третьей декаде мая и заканчивают рост в третьей декаде июня или второй июля. Рост побегов у кустарников происходит в те же сроки, что и у деревьев; исключение составляет леспедеца двуцветная *Lespedeza bicolor*, рост которой начинается во второй декаде мая и прекращается в третьей декаде июля. Рост молодых побегов лиственных пород продолжается от трех до пяти декад. Таким образом, несмотря на значительные колебания погодных условий в разные годы в начале и конце вегетации, развитие этих растений укладывается в благоприятные по погодным условиям сроки. Это обеспечивает им удовлетворительное существование и широкое распространение в лесах в районе Хабаровска.

С момента прекращения видимого роста побегов и до начала следующей вегетации растений проходит длительное время. Л. И. Сергеев с соавторами (1961) и другие исследователи разделяют этот период на три этапа: скрытого роста, органического или глубокого покоя и вынужденного покоя. Соответствующие данные приведены в табл. 3.

При выделении этапов в осенне-зимне-весеннем цикле развития применялась следующая методика. Началом скрытого роста считали момент прекращения роста молодых побегов, который определяется промерами. Его конец наступает осенью во время снижения среднесуточной температуры до 10°. С этой же даты отмечается начало глубокого покоя, продолжительность которого определяли следующим методом. Срезанные ветви выдерживали в лабораторных условиях в сосудах с водой. С даты раскрывания вегетативных почек отмечали конец глубокого покоя и начало этапа вынужденного покоя, длительность которого зависит от погодных условий в начале весны. Как видно из табл. 3, скрытый рост совпадает с периодом наиболее благоприятных летних температур, высокой солнечной радиации, достигающей в июне—июле 453—496 кал/см^2, продолжительного освещения, а также и хорошей обеспеченности влагой.

В этот период происходит интенсивная вегетация всех пород, а у кедра корейского также и рост хвои. Ель аянская, кедр и дуб монгольский вступают в период скрытого роста в третьей декаде июня и заканчивают его во второй—третьей декадах сентября. У пихты белокорой, лиственницы Гмелина и ясеня маньчжурского этот период начинается в июле (от первой до третьей декады) и заканчивается также во второй—третьей декадах сентября.

Период органического (глубокого) покоя приходится на осенние и зимние месяцы. В сентябре температура еще положительная, но в конце его могут быть ночные заморозки (до —2 и —3°), а в ноябре в условиях Хабаровска наступает настоящая зима. Суммарная солнечная радиация в осенние месяцы не превышает 320 кал/см^2 и снижается зимой до 110—120 кал/см^2; в этот период уменьшается также продолжительность освещения от 196 до 153 час. в месяц (декабрь). Чаще всего первая половина осени сухая и солнечная, а вторая холодная. Глубокий покой наступает после окончания вегетации в период созревания плодов и семян, осенней раскраски листьев и листопада. Продолжительность его различна у разных пород. Он наиболее короткий у лиственницы Гмелина (6—7 декад), ясеня маньчжурского (7—8 декад) и кедра корейского (6—8 декад), самый длинный у ореха маньчжурского (9—11 декад), ели аянской (8—12). У дуба монгольского его продолжительность 6—9 декад; близка к нему в этом отношении пихта белокорая (9 декад). Наиболее раннее окончание глубокого покоя отмечено в конце ноября у кедра корейского и дуба, а самое позднее — в первой декаде января — у ореха и ели.

Длительность периода вынужденного покоя, который заканчивается с началом роста растений, определяется погодными условиями второй половины зимы и весны. С февраля возрастает температура воздуха, часто бывают ее повышение в дневные часы и значительное понижение ночью. Солнечная радиация увеличивается до 237—398 кал/см^2, а продолжительность освещения — до 195—222 час. в месяц, усиливаются ветры. Все растения к февралю—марту выходят из состояния глубокого покоя и могут тронуться в рост (длительное повышение температуры может спровоцировать их рост). Пробуждение растений сопровождается повышением транспирации хвои, почек и молодых веток, что может привести к их иссушению при недостаточном поступлении воды из стволов и толстых веток, поэтому представляет интерес анализ годичной динамики влажности молодых побегов и хвои у вечнозеленых и листопадных пород (табл. 4).

Содержание воды в побегах и хвое в течение года колеблется: выделяются 3 минимума и 2 максимума. У большинства пород отмечен зимний минимум с декабря по март, сменяющийся весенним максимумом в апреле, который резко прерывается у лиственницы и ели аянской глубоким минимумом в мае; у других же видов этот минимум не выражен. Затем влажность вновь возрастает вплоть до летнего максимума с июня по август и далее падает, сменяясь осенне-зимним минимумом. У листопадных пород с января по март влажность побегов ниже, чем у хвойных, причем самой низкой влажностью отличается ясень маньчжурский, что, вероятно, обусловлено его меньшей защищенностью от зимнего испарения. Появление предвесеннего максимума влажности молодых побегов, возможно, связано с повышением активности физиолого-биохимических процессов, подготавливающих их к новой вегетации за счет поступления воды из ствола и толстых ветвей.

После прекращения роста молодых побегов в их тканях происходят физиолого-биохимические процессы, сроки прохождения которых влияют на последующую подготовку растений к зиме. К числу их относится вызревание молодых побегов, которое у лиственных пород наступает через 5—7 декад, а у хвойных — через 8—9 декад после прекращения роста побегов. Определение вызревания побегов, степени дифференциации тканей, количества крахмала и жиров проводилось по методике Е. И. Барской (1967). Содержание крахмала и жиров дано условно в процентах

ТАБЛИЦА 4

Влажность хвои и побегов (в % к сыр. весу) в годичном цикле развития растений за 1972 и 1973 гг.

Вид	Год	I		II		III		IV		V		VI	
		п	х	п	х	п	х	п	х	п	х	п	х
Picea jezoensis	1972	50	39	50	40	58	48	60	65	34	45	49	58
	1973	40	46	40	40	38	38	41	40	—	—	64	80
Pinus koraiensis	1972	52	40	50	40	54	41	50	45	50	53	50	58
	1973	45	42	41	39	39	32	33	29	—	—	68	81
Abies nephrolepis	1972	49	38	70	40	56	48	52	55	50	50	50	70
	1973	50	48	40	46	40	43	46	48	—	—	52	78
Larix gmelinii	1972	34	—	28	—	25	—	50	—	40	—	67	—
Quercus mongolica	1972	40	—	40	—	41	—	40	—	50	—	60	—
Juglans manshurica	1972	35	—	40	—	41	—	50	—	50	—	60	—
Fraxinus mandschurica	1972	26	—	26	—	26	—	41	—	51	—	83	—

Таблица 4 (*продолжение*)

Вид	Год	VII		VIII		IX		X		XI		XII	
		п	х	п	х	п	х	п	х	п	х	п	х
Picea jezoensis	1972	49	60	50	60	55	60	50	60	50	50	48	55
	1973	68	78	62	70	58	62	58	62	58	60	49	50
Pinus koraiensis	1972	65	58	60	72	50	77	30	54	45	55	45	45
	1973	62	75	60	66	56	62	56	58	50	48	50	48
Abies nephrolepis	1972	50	73	60	70	60	62	56	50	52	64	40	47
	1973	56	76	52	72	49	62	50	60	46	58	48	52
Larix gmelinii	1972	67	—	55	—	55	—	58	—	58	—	55	—
Quercus mongolica	1972	60	—	50	—	40	—	59	—	41	—	40	—
Juglans manshurica	1972	60	—	55	—	51	—	50	—	56	—	50	—
Fraxinus mandschurica	1972	83	—	60	—	46	—	46	—	42	—	45	—

Примечание. п — побег, х — хвоя.

по площади заполнения ими клеток в поле зрения микроскопа. По динамике содержания крахмала между хвойными и лиственными породами имеются различия. У хвойных пород в апреле—начале мая наблюдается максимум содержания крахмала, в это время все клетки флоэмы и ксилемы заполнены крахмалом. В июне—июле в клетках сердцевины, сердцевинных лучей и перимедуллярной зоны содержание его не превышает 5—10%, а в августе—сентябре количество крахмала увеличивается до 10—25% и он отмечен также в клетках коры и камбия.

Некоторые сведения по динамике крахмала у лиственных пород мы приводили в связи с изучением их морозоустойчивости (Тагильцева, Аврамчик, 1973). В молодых побегах дуба монгольского, ореха маньчжурского и ясеня маньчжурского крахмал отмечен в конце июня—начале июля. Осенний максимум содержания крахмала зарегистрирован в конце августа—начале сентября. Полный гидролиз крахмала у дуба, ореха и ясеня наступает в конце ноября—начале декабря. Наблюдается определенная последовательность прохождения гидролиза в тканях — начинается этот процесс в клетках коры, камбия и сердцевины, а заканчивается в клетках сердцевинных лучей и перимедуллярной зоны.

Годичная динамика сахаров изучалась методом хроматограмм (Плешков, 1969). В период активного роста побегов (май—июнь, реже июль) хвойных и лиственных пород сахара присутствуют в форме глюкозы и фруктозы, а в августе—сентябре появляется сахароза, раффиноза и другие олигосахариды. С понижением температуры воздуха количество глюкозы уменьшается, а содержание сахарозы, раффинозы и стахиозы увеличивается.

Жиры в побегах хвойных пород появляются в конце августа—начале сентября в небольшом количестве (10—25%). С понижением температуры воздуха содержание жиров увеличивается вплоть до января, достигая максимума (75—90%), затем происходят уменьшение и полное исчезновение их в конце марта. Осенью весь запас жиров находится в клетках сердцевины, перимедуллярной зоны и сердцевинных лучей, зимой он концентрируется в клетках камбия и коры.

Среди лиственных пород высокое содержание жиров (40—60%) отмечено у дуба и ореха, а у ясеня их значительно меньше (20—25%), и только в клетках камбия.

Как известно, окислительные процессы играют важную роль в защитных реакциях растений. Из числа терминальных оксидаз исследованы полифенолоксидаза (Бояркин, 1955), цитохромоксидаза (по Граффу — см. Глик, 1950) и пероксидаза (Chatelier, Duquenois, 1954). Наибольшая активность цитохромоксидазы наблюдалась в побегах кедра корейского, лиственницы Гмелина, дуба монгольского и ореха маньчжурского в период их активного роста, а также после выхода из состояния глубокого покоя. В растущих побегах ясеня маньчжурского цитохромоксидаза не обнаружена. В период скрытого роста (июль—август) и глубокого покоя (декабрь—февраль) наибольшая активность полифенолоксидазы была в клетках коры и камбия. Присутствие пероксидазы в коре ели аянской и кедра корейского отмечено только в июле и декабре. В побегах лиственницы Гмелина и ясеня маньчжурского пероксидаза обнаружена в августе—декабре, а у дуба монгольского и ореха маньчжурского — в декабре—январе.

Рассмотренные нами морфофизиологические процессы в годичном цикле развития дальневосточных древесных пород, произрастающих в континентальной области центральной и южной частей Хабаровского края, позволяют сделать следующие выводы.

Ель аянская и ель сибирская почти не отличаются по своей фенологии, ритму роста побегов, физиологическим процессам, а также по всему годичному циклу развития. Ценотическая роль этих растений также одинакова в пределах территорий, на которых они господствуют в умеренной зоне северного полушария (Бобров, 1970). Ритмика развития кедра корейского сохранила субтропические или тропические черты, которые трансформированы современными условиями. Это выражается в среднем сроке пробуждения растений, в позднем охвоении, длительном скрытом росте, в коротком органическом покое, а также и в других морфофизиологических особенностях. Ценозообразующая роль кедра велика. Он распространен в кедрово-широколиственных многоярусных лесах, где в оптимальных условиях доживает до 500 лет, достигая 40—45 м высоты. Ритм развития пихты белокорой близок к таковому у елей и кедра. Ареал этого вида пихты с древнего голоцена до наших дней почти не изменился (Нейштадт, 1957), что свидетельствует о ее хорошей приспособленности к местным условиям. В лесах Хабаровского края пихта белокорая сопутствует ели аянской, а в западной части ареала — также и ели сибирской. Самостоятельные ценозы пихты существуют лишь как временная стадия при отсутствии ели. В своем развитии и в прохождении фенофаз пихта белокорая близка к ели аянской. Морфологические и другие особенности пихты свидетельствуют о ее связи в прошлом с северными условиями обитания.

Лиственница Гмелина несколько отлична по реакции на местные условия от остальных хвойных пород. Ее хвоя опадает; кроме того, хотя она и пробуждается рано, но имеет поздний и длительный рост побегов (до 4—6 декад); велики у нее периоды скрытого роста и глубокого покоя (до 6—7 декад), а также вынужденного покоя (до 17—18 декад). Все эти особенности развития лиственниц указывают на то, что ее ритмика складывалась в северных условиях, что отмечали М. И. Нейштадт (1957) и Е. Г. Бобров (1972). Ценотическая роль лиственницы в лесах Дальнего Востока невелика: она сводится к участию в сложении древостоев лесных болот (марей) и древостоев склонов гор, где для других пород из-за температурных инверсий и промерзания почв климатические условия неблагоприятны и в какой-то мере приближаются к северным.

Ритм развития дуба монгольского характерен для представителей маньчжурской флоры. Пыльца его встречается в отложениях древнего голоцена (Нейштадт, 1957), что свидетельствует об его длительном обитании на этой территории, переживании им различных климатических эпох от теплых до суровых (в ледниковые периоды). В настоящее время у дуба отмечаются запаздывание в пробуждении почек и в начале роста побегов, замедленное развитие листьев, цветение в начале фазы облиствения, — все это «остатки» субтропического прошлого, а также в определенной мере реакция на среду, создаваемую им самим. Физиологические процессы у дуба в основном проходят в соответствии с погодными условиями, но осенний гидролиз крахмала задерживается до первой декады декабря, и тем не менее он обладает высокой морозоустойчивостью, которая позволяет широко распространяться на территории Хабаровского края. Ценотическая роль дуба велика. Он входит в состав кедрово-широколиственных лесов, образует дубравы по склонам гор и в долинах рек, отличающиеся богатым видовым составом деревьев, кустарников и трав.

Ритм развития ореха маньчжурского близок к таковому у дуба и ясеня меньчжурского. Эта порода сохранила признаки субтропического прошлого — моноподиальный тип ветвления побегов, крупные сложные листья, отсутствие почечных чешуй, цветение в фазе распускания листьев и т. д. Можно также отметить длительный рост побегов, сдвинутый к середине лета, продолжительные периоды скрытого роста, глубокого и вынужденного покоя (соответственно 8—9, 9—11 и 11—12 декад). Физиологические процессы у него проходят в относительном соответствии с погодными условиями разных сезонов года, хотя полный гидролиз крахмала задерживается до декабря. В клетках коры и камбия отмечено высокое содержание жира (40—60%), но, однако, зимой и весной его побеги могут терять много воды. Появление ореха на территории Хабаровского края отмечено в раннем голоцене (Нейштадт, 1957), поэтому он, как и дуб монгольский, прошел сложный путь приспособления к современным условиям и выработал высокую морозоустойчивость. Ценотическая роль ореха невелика — он является сопутствующей породой в долинных широколиственных лесах. Ясень маньчжурский имеет почти такой же ритм развития, как дуб и орех. По срокам прохождения фенофаз он ближе стоит к дубу: пробуждается в средние сроки, цветет в начале фазы облиствения, заканчивает вегетацию несколько позже дуба и ореха. Рост побегов длится со второй декады мая по третью июня. Период скрытого роста продолжается 7—8 декад, столько же длится глубокий покой, а период вынужденного покоя продолжается до 16 декад. Вызревание побегов заканчивается в августе, в это же время имеет максимум крахмала и полный гидролиз его в октябре. Ценотическая роль ясеня в лесах Дальнего Востока такая же, как и дуба монгольского. Благодаря широкому диапазону приспособлений к эдафическим условиям его ценозы с богатым подлеском и травяным покровом распространены от долин до среднегорного пояса. Фенологические фазы и физиологические процессы у ясеня маньчжурского больше согласуются с местными погодными условиями и сменой сезонов, чем у дуба и ореха; благодаря этому ясень растет севернее, чем эти породы.

ЛИТЕРАТУРА

Аврамчик М. Н., В. М. Тагильцева, А. М. Кормилицына. (1973). К вопросу о приспособлении растений к новым условиям среды. В кн.: Повышение продуктивности лесов Дальнего Востока. Сб. тр. ДальНИИЛХ. М. — Алисов Б. П. (1956). Климат СССР. — Барская Е. И. (1967). Изменение хлоропластов и вызревание побегов в связи с морозоустойчивостью древесных растений. — Белостоков Г. П. (1960). Ритмы сезонного развития древесных растений окрестностей Хабаровска. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 36. — Бобров Е. Г. (1970). История систематики рода елей. В кн.: Нов. сист. высш. раст., 7. — Бобров Е. Г. (1972). История и систематика лиственниц. Комаровские чтения, XXV. — Борисов А. А. (1965). Палеоклиматы территории СССР. — Бояркин А. Н. (1955). Простой хроматографический и капельный метод определения сахаров на фильтровальной бумаге. Физиол. раст., 1, 3. — Витвицкий Г. Н. (1961). Климат (основные особенности). В кн.: Дальний Восток. Физико-географическая характеристика. М. — Воробьев Д. П. (1968). Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. — Ганенко И. Г. (1958). Материалы к характеристике поведения в культуре дальневосточных деревьев и кустарников. В кн.: Вопросы реконструкции и повышения продуктивности лесов Дальнего Востока. Владивосток. — Глик Д. (1950). Методика гисто- и цитохимии. — Гулисашвили В. З. (1960). О происхождении субтропической растительности. В кн.: Сб. работ по геоботанике, ботанической географии, систематике растений и палеогеографии. Тр. МОИП, биология, 3. — Елагин И. П. (1961). Методика определения фенологических фаз у хвойных. Бот. ж., 46, 7. — Колесников Б. П. (1955). Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск. — Куренцова Г. Э. (1962). Растительность Приханкайской равнины и окружающих предгорий. — Марков К. К. (1966). Новейшие страницы истории земли. Природа, 5. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. — Плешков Б. П. (1969). Биохимия сельскохозяйственных растений. — Свердлова Л. И. (1967). Зимние периоды и сезонное промерзание грунтов в долинной части Комсомольского и Амурского районов. В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока, 8. Хабаровск. — Сенчукова Г. В. (1963). Некоторые данные фенологических наблюдений над деревьями и кустарниками. В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока, 6. Хабаровск. — Сергеев Л. И., К. А. Сергеева, В. К. Мельников. (1961). Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. — Тагильцева В. М., М. Н. Аврамчик. (1973). Динамика крахмала у некоторых дальневосточных видов, интродуцируемых в Хабаровске. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 87. — Таранков В. Н. (1974). Микроклимат лесов южного Приморья. — Толмачев А. И. (1965). Деревья, кустарники и деревянистые лианы Сахалина. — Усенко Н. В. (1969). Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. — Хохряков А. П. (1969). О взаимосвязи биохимической и биоморфологической эволюции растений. Бюлл. МОИП, биология, 74, (4). — Цвелев Н. Н. (1969). Некоторые вопросы эволюции растительного мира и гипотеза «расширяющейся земли». Бюлл. МОИП, биология, 74, (4). — Chatelier G., P. Duquenois (1954). Les peroxydases vegetables. Monifestation de feur activite et leur repartation dans le requevegetal d'apres la methode de localisation an phenediol, 1—4. Rev. cytol. et biol. veget., 15, 1.

Дальневосточный научно-исследовательский
институт лесного хозяйства,
Хабаровск.

Получено 13 I 1975.

УДК 582.89 : 581.47 (571.6+7)

Д. Д. Басаргин

ЛИНЕЙНЫЕ СООТНОШЕНИЯ ДОРЗАЛЬНЫХ МАСЛЯНЫХ КАНАЛЬЦЕВ МЕРИКАРПИЕВ У ВИДОВ РОДА БОРЩЕВИК (*HERACLEUM* L.) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ

D. D. BASARGIN. THE LINEAR PROPORTIONS OF DORSAL OIL CANAL LENGTHS OF MERICARPS IN FAR EASTERN AND NORTH AMERICAN SPECIES OF THE GENUS *HERACLEUM* L.

Рассмотрен вопрос о линейных соотношениях (сравниваются показатели длины) дорзальных масляных канальцев мерикарпиев у видов секции *Heracleum* рода *Heracleum* L. Дальнего Востока и Северной Америки. Описываемые конкретные соотношения длины канальцев исследованы методом систематического перебора, широко применяемого в решении многих практических задач комбинаторного характера. Установлена структура систем соотношений канальцев и на основе сопоставления количественных данных анализа такой структуры получена новая информация о таксономии борщевиков — «трудных» в этом отношении объектов.

В таксономии сем. зонтичных *Apiaceae* Lindl. изучение дискретных признаков карпоструктуры дает положительные результаты. В частности, сравнение размеров масляных канальцев мерикарпиев у плодов зонтичных имеет известное значение в диагностике даже критических видов. Обнаруживаются закономерные зависимости между размерами канальцев мерикарпиев и другими признаками. Например, у некоторых видов *Heracleum* установлена прямая зависимость между размерами канальцев мерикарпиев и количественным содержанием эфирных масел в них (Кулиева, Лятифова, 1977). Из диагностических признаков важное значение имеет длина канальцев мерикарпиев, что обычно фиксируется в руководствах по определению некоторых видов *Heracleum*. Однако в большинстве случаев таксономическая значимость различий канальцев по их длине представляется далеко неясной вследствие значительного варьирования самой длины любого канальца. Приблизиться к решению данного вопроса можно, применяя статистические подходы.

В настоящей работе анализируются соотношения (сравниваются показатели длины) дорзальных масляных канальцев мерикарпиев у борщевиков. В литературе нет данных по затрагиваемому вопросу. Детальная ботаническая характеристика исследуемых таксономических объектов содержится в монографии П. Г. Горового (1966). Мы рассматриваем два основных вопроса: 1) структуру систем линейных соотношений канальцев и 2) таксономическую значимость этой структуры.

Еще Рупрехт (Ruprecht, 1859) отмечал варьирование величины и формы плодов у борщевика сладкого *H. dulce* Fisch. Естественно, возникает вопрос, с какими признаками скоррелирована в той или иной мере форма плодов у борщевиков. Простое сравнение линейных соотношений дорзальных масляных канальцев мерикарпиев показывает, что эти соотношения в большинстве своем имеют заметную связь с формой плодов. Например, чем короче крайние канальцы по сравнению со срединными, тем меньше относительная ширина мерикарпия, т. е. такой мерикарпий имеет продолговатую форму. У борщевика рассеченного *H. dissectum* Ledeb. часто встречаются плоды, отличающиеся продолговатостью. Если все четыре канальца (крайние и срединные) почти одинаковы по длине, то мерикарпии чаще всего имеют округлую форму. Например, борщевик Ворошилова *H. voroschilovii* Gorovoi характерен наличием мерикарпиев преимущественно округлой формы. Данный признак в наибольшей степени выражен у борщевика шерстистого *H. lanatum* Michx.

Если допустить, что форма плодов и линейные соотношения дорзальных канальцев мерикарпиев как-то взаимосвязаны, то в этом случае эти соотношения должны в какой-то степени подчиняться определенным правилам. Заранее допускаем вероятностное предположение, что система соотношений дорзальных масляных канальцев мерикарпиев у рассматриваемых таксономических объектов должна иметь общие (совпадающие), а также и несовпадающие элементы. Поведение этих элементов рассмотрим на соответствующих материалах.

Сбор материала (мерикарпии борщевиков) проведен в течение 1969—1975 гг. в следующих местах: борщевик Ворошилова — на побережье Японского моря в пределах Лазовского и Ольгинского р-нов Приморского края; борщевик Меллендорфа *H. moellendorffii* — Анучинский, Кировский, Надеждинский, Хасанский, Чугуевский и Шкотовский р-ны Приморского края, окрестности г. Владивостока, Облученский р-н Хабаровского края; борщевик рассеченный — Зейский и Сковородинский р-ны Амурской обл., Аяно-Майский и Комсомольский р-ны Хабаровского края; борщевик сладкий — Елизовский р-н Камчатской обл., окр. г. Петропавловска-Камчатского, Долинский р-н Сахалинской обл., Курильские о-ва (Итуруп и Кунашир), окр. г. Николаевска-на-Амуре, Советско-Гаванский р-н Хабаровского края, побережье Японского моря в пределах Тернейского р-на Приморского края. Семенной материал борщевика шерстистого получен в 1972 г. из Канады (провинции Онтарио и Квебек). Для анализа собран полностью созревший семенной материал. Мерикарпии отбирали только из центральных (основных) зонтиков растений. Для каждого вида получено по 10 выборок объемом $n=100$ мерикарпиев, следовательно, объем общей (суммарной) совокупности для каждого вида равен 1000 ($N=1000$). Всего для пяти видов проанализированы данные о 5000 мерикарпиях. Что представляет собой субвыборка ($n=$

=100)? Это материал, собранный в отдельном конкретном географическом пункте или районе. В некоторых местах сборы проводились повторно в разные годы. Общая выборка для вида ($N=1000$) включает разнообразный эколого-географический материал. Он является репрезентативным, так как в анализируемую совокупность ($N=1000$) попадают все возможные типичные варианты изменчивости исследуемых карпологических признаков видов. Следовательно, большие выборки, составленные с учетом эколого-географических флуктуаций, являются в нашем исследовании сравнимыми.

Канальцы мерикарпиев (в порядке слева направо, считая апикальную часть плода нижней линией плоскости) обозначены символами a, b, c, d, где a — левый и d — правый крайние, b — левый и c — правый срединные канальцы. Длину каждого канальца (всю осевую часть канальца, видимую невооруженным глазом) фиксировали с помощью циркуль-измерителя на миллиметровой бумаге. Если разница показателей длины сравниваемых канальцев была менее 1 мм, то такие канальцы рассматривались как равные. Поскольку длина каждого канальца в абсолютных значениях (в мм) нас не интересовала, то показатели длины канальцев приведены только в условных единицах (1, 2, 3, 4). В выборку не включались мерикарпии с добавочными канальцами (т. е. с 5—6 канальцами). Соотношение $a : b : c : d$ выражено числовыми соотношениями в виде различных конкретных комбинаций (1 : 2 : 3 : 4, 1 : 4 : 3 : 2, 2 : 3 : 4 : 1 и т. д.). В целях удобства все соотношения записаны без знака деления. В соотношениях, представленных различными комбинациями (1223, 1342, 2431, 0132 и т. д.), знаку 1 соответствует наименьший, а знаку 4 — наибольший по длине каналец. Отсутствие соответствующего канальца обозначается нулем (0132, 1320, 1032 и т. д.). Знаки 0, 1, 2, 3 и 4 являются элементами комбинаций C. Различные четырехэлементные комбинации (C-0132, C-1342, C-1122 и т. д.) сгруппированы определенным образом так, чтобы ими было удобно оперировать статистически.

Теоретически все комбинаторные варианты соотношений могут быть представлены 16 сочетаниями с повторениями элементов и без повторений, а по сумме баллов — 11 членами от 0 до 10. Но поскольку суммы баллов 3 и 7 повторяются дважды (0012 и 0111, 1222 и 1123), то всего получается 13 членов. Это можно отобразить в виде схематического ряда из трех отделов.

I				II					III			
					1111,	1112,	1122,	1222				
0000,	0001,	0011,	0012	0111,	0112,	0122,	0123		1123,	1223,	1233,	1234
0	1	2	3	3	4	5	6	7	7	8	9	10

Почему в данном ряду получилось 16 сочетаний? Дело в том, что из 5 элементов по 4 логически возможны только 16 сочетаний (варианты условных соотношений длины четырех канальцев) при условии наличия у мерикарпиев 1, 2, 3 и 4 дорзальных канальцев с учетом их возможного полного отсутствия (0000); при этом элементы 0 и 1 могут повторяться четыре раза, 2 — три раза, 3 — два раза и 4 — один раз. Поскольку сравниваются соотношения в баллах, то, разумеется, комбинации типа 1244, 2333, 3341 и т. д. не имеют смысла.

В отделе I вышеприведенного схематического ряда помещены запрещенные комбинации 0000, 0001, 0011, 0012. «Запрет» указанных комбинаций обусловлен, очевидно, генетическими детерминантами, так как в природе не обнаружены мерикарпии с одним или двумя канальцами, а также мерикарпии без канальцев. Запрещенные комбинации приведены в схематическом ряду только для представления о всех возможных комбинаторных вариантах логических комбинаций из пяти элементов по четыре. В отделах II и III схематического ряда помещены 12 разрешенных комбинаций. Числа разрешенных и запрещенных комбинаций составляют

ТАБЛИЦА 1

Значения ν_i неоднородных членов комбинационных рядов (в порядке возрастания M^3)

Вид	1111	0122	0123	1122	1123	1223	1233	1234
				M^3				
	1.000	1.091	1.145	1.442	1.587	1.940	2.224	2.321
H. dissectum	—	0.01	0.02	0.01	0.05	0.10	0.11	0.70
H. dulce	—	0.003	0.03	0.02	0.07	0.11	0.14	0.62
H. lanatum	0.002	0.02	0.04	0.03	0.05	0.14	0.11	0.54
H. moellendorffii	—	0.003	0.01	0.02	0.05	0.11	0.15	0.65
H. voroschilovii	0.02	0.01	0.02	0.06	0.03	0.06	0.18	0.54

отношение 3 : 1. Отдел II содержит 8 комбинаций, которые являются низкочастотными. Из этого отдела только комбинация 1122 имеет наибольшую частоту встречаемости у борщевика Ворошилова (табл. 1), у которого 6% мерикарпиев дают комбинации из элементов 1, 1, 2 и 2. В отделе III схематического ряда комбинации 1223, 1233 и 1234 являются фоновыми. Заключительный член ряда 1234 является модальным (суперчастотным). Каждый член приведенного выше схематического ряда (кроме 0000 и 1111) дает определенное число r-перестановок. Всего получается 150 перестановок, из которых 23 (18%) представляют запрещенные комбинации. Из 127 разрешенных комбинаций только около 40% фоновые.

Выше уже говорилось, что большая (суммарная) выборка каждого вида состоит из 10 малых выборок (субвыборок). Каждая такая выборка представлена в виде соответствующего ряда комбинаций, расположенных в порядке убывания величины n_i — абсолютной частоты встречаемости каждого члена ряда. Для пяти больших выборок составлено 50 рядов. В качестве иллюстрации приведена одна из выборок ($n=100$) для борщевика рассеченного

n_i — 20 15 11 6 5 5 4 3 2 2
C — 2341, 1432, 1342, 3241, 2431, 2331, 3142, 1423, 1324, 3321

2 2 2 2 2 2 1 1 1 1
3231, 2313, 2132, 1232, 3421, 3412, 2143, 2113, 4123, 1332,

1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1
3123, 0221, 3221, 2213, 2132, 3214, 2133, 4231, 4321, 4132, 2123,

где C — комбинации, а сам ряд (из 31 члена) назовем комбинационным. Каждый член комбинационного ряда есть комбинанта, обозначаемая символом C. В общем виде комбинанта может быть записана C-$abcd(n_i)$, где n_i — частота встречаемости. В приведенном выше комбинационном ряду первый член 2341 имеет наибольшую частоту, т. е. $n_i=20$, что можно записать C-2341(20). Комбинанты типа 1234, 4321, 1342 или 1332, 2331, 2313 называем однородными, т. е. эти C-комбинанты как системы суть r-перестановки из n элементов. Таким образом, однородные комбинанты состоят из одних и тех же элементов, имеющих различный порядок расположения. Каждая комбинанта как член комбинационного ряда может отличаться индивидуальными свойствами. Если в большой выборке сгруппировать все однородные члены, то комбинационный ряд этой выборки будет состоять из немногих неоднородных членов. Так, например, комбинанты, состоящие из четырех элементов (1, 2, 3, 4) по 4, могут быть представлены 24 перестановками. В большом (суммарном) комбинационном ряду все эти перестановки можно представить в виде одной общей комбинации 1234 (но не комбинанты 1234). Комбинационные ряды, построенные из неоднородных членов, удобно сравнивать, например, по показателям относительной частоты ν_i ($\nu_i=n_i/N$) встречаемости этих членов. При этом важно показать, как в комбинационных рядах больших выборок распределены неоднородные члены типа 0123, 1123, 1234 и т. д., т. е. те члены, которые отличаются друг от друга хотя бы одним элементом. Воспользуемся понятием о средней комбинаторной M^c, которую находят по формуле К. Джини (1970). M^c равно корню степени c из средней арифметической всех $\binom{n}{c}$ возможных произведений c членов, которые можно образовать из n членов (элементов)

$$M^c = \sqrt[c]{\frac{\sum\limits_{j=1}^{\binom{n}{c}} P_j^c(x_i)}{\binom{n}{c}}},$$

где $P_j^C(x_i)$ — произведение c членов последовательности. В соответствии с приведенной выше формулой найдем среднюю комбинаторную третьего порядка M^3 каждого члена. Почему берем комбинаторную третьего порядка? В нашей задаче нет смысла находить M^4, а нахождение M^2 будет связано с излишними вычислениями, нахождение же M^3 является рациональным. Если для комбинации дана последовательность элементов 1, 2, 3, 4, то средняя комбинаторная третьего порядка такой комбинации равна

$$M^3 = \sqrt[3]{\frac{1\cdot2\cdot3+2\cdot3\cdot4+1\cdot3\cdot4+1\cdot2\cdot4}{\binom{4}{3}}} = 2.321,$$

где $\binom{n}{c}=4$, т. е. $C_4^3=4$. Подобным же образом находится M^3 остальных комбинаций. Определив величину M^3 членов, из которых состоят комбинационные ряды, расположим эти члены в рядах с указанием их относительной частоты ν_i (при $N=1000$) в порядке возрастания M^3 (табл. 1).

Данные табл. 1 позволяют сформулировать следующее правило: Частость неоднородных членов комбинационных рядов характеризуется тенденцией пропорционального возрастания с увеличением средней комбинаторной этих членов.

Возрастание величины M^c какой-то системы элементов осмысливается как увеличение разнообразия внутри данной системы. Иными словами, M^c является своего рода параметром комбинаторной изменчивости системы.

Из табл. 1 видно, что высокочастотными комбинациями являются 1223, 1233 и 1234, последняя из них — супервысокочастотная. По существу комбинация 1234, отличающаяся наивысшими показателями средней комбинаторной и частоты встречаемости, может рассматриваться как определяющая. Ориентация на таксономическую оценку комбинации 1234 представляется целесообразной хотя бы потому, что в целом по комбинационным рядам (табл. 1) затруднительно судить о несходстве (т. е. различии) сравниваемых таксономических объектов. По показателям частоты доминантной комбинации 1234 виды *Heracleum* несколько отличаются друг от друга. Целесообразно комбинаторную изменчивость D видов по комбинации 1234 представить в виде произведения

$$D = M^c \nu_i,$$

ТАБЛИЦА 2

Комбинаторная изменчивость у борщевиков (по данным табл. 1)

Вид	D
H. dissectum	1.62
H. moellendorffii	1.51
H. dulce	1.44
H. voroschilovii *H. lanatum*	1.25

где M^c — средняя комбинаторная комбинации 1234 ($M^3=2.321$), а ν_i — относительная частота ее встречаемости (табл. 2).

Борщевик рассеченный лидирует в комбинаторной изменчивости. Борщевики Ворошилова и шерстистый имеют совпадающие показатели D. Это неудивительно, поскольку формы мерикарпиев у данных видов весьма сходные (мерикарпии преимущественно округлые), да и по другим признакам, как ни странно, эти виды близки. Так, например, эпитет *lanatum* в значительной мере подходит обоим видам. Выраженная система опушения («шерстистость») вегетативных и генеративных органов у них является почти однотипной. Более низкие показатели комбинаторной изменчивости у этих видов свидетельствуют об их меньшей изменчивости в целом.

Среди комбинаций, состоящих из элементов 1, 2, 3 и 4, высокочастотными являются следующие: 1342, 1432, 2431 и 2341 (табл. 3). Эти комбинации называем правильными, остальные комбинации (20 перестановок) — неправильными. При разграничении видов полезно ориентироваться на правильные комбинанты. У борщевика Ворошилова число правильных комбинант составляет 411. В табл. 1 показано, что на 1000 мерикарпиев у этого вида приходится 540 комбинаций 1234 ($\nu_i=0.54$). Следовательно, правильные комбинанты у данного вида составляют 76%, у борщевика Меллендорфа — 66% и т. д. (табл. 3). Модальной является комбинанта 1432.

В табл. 3 показано, что для американского вида характерны низкие показатели частоты правильных комбинаций и этим он значительно отличается от азиатской группы борщевиков.

У борщевика рассеченного в некоторых комбинационных рядах комбинации с противоположным расположением элементов имеют одинаковые или достаточно близкие значения ν_i, например 1432 ($\nu_i=18$) и 2341 ($\nu_i=18$); 1342 ($\nu_i=12$) и 2431 ($\nu_i=12$) и т. п.

Рассмотрим не менее важные вопросы об общем порядке расположения элементов (1, 2, 3, 4) во всех комбинациях и о том, как этот порядок выражается в рамках таксономической картины. Положение элементов и их частоты удобно представить в форме латинских (эйлеровых) квадратов. При первоначальном приближенном сравнении эмпирических квадратов постоянно прослеживается общая тенденция членов комбинационных рядов к равновесию в виде симметричной комбинанты 1221. В действительности же большинство комбинаций состоит из элементов 1, 2, 3 и 4, которые могут быть расположены 24 способами ($P_4^4=4!=24$). Однородные комбинанты, состоящие из элементов 1, 2, 3 и 4, стремятся к собственному равновесию в форме четырех правильных комбинаций (табл. 3). В общем виде тенденцию членов комбинационных рядов к равновесию можно показать матрицей

$$\begin{array}{c|c|c|c|c|c}
 & a & b & c & d & \\
\hline
1 & 1 & 0 & 0 & 1 & n_1 \\
\hline
2 & 1 & 0 & 0 & 1 & n_2 \\
\hline
3 & 0 & 1 & 1 & 0 & n_3 \\
\hline
4 & 0 & 1 & 1 & 0 & n_4 \\
\hline
 & n & n & n & n &
\end{array}$$

где a, b, c, d — порядок расположения элементов (слева направо); 1, 2, 3, 4 — элементы; n — число элементов по столбцам (по вертикали), обычно соответствующее выборке при отсутствии нулевых элементов; n_1—n_4 — числа соответствующих элементов по рядам (по горизонтали). Знак 1 в клетках квадрата означает доминирование соответствующего элемента в данном положении. Вышеприведенная схема (матрица) показывает, что элементы 1 и 2 обычны для крайних положений (a, d), а элементы 3

ТАБЛИЦА 3

Значения ν_i правильных комбинант

C	*H. dissectum*	*H. dulce*	*H. lanatum*	*H. moellendorffii*	*H. voroschilovii*
1342	0.093	0.102	0.036	0.105	0.112
1432	0.111	0.125	0.034	0.145	0.128
2431	0.092	0.069	0.030	0.087	0.081
2341	0.110	0.078	0.042	0.095	0.090
Σn_i	406	374	142	432	411
%	58	60	26	66	76

и 4 — для средних положений (*b*, *c*). В качестве иллюстрации покажем один из типичных квадратов для борщевика рассеченного (при $n=100$)

	a	*b*	*c*	*d*	
1	30	13	8	46	97
2	40	15	15	39	109
3	21	45	35	12	113
4	4	27	42	3	76
	95	100	100	100	395

В положении *a* данного квадрата в общей сумме не 100, а только 95 элементов. Это получается за счет того, что у каких-то мерикарпиев отсутствует каналец в крайнем левом положении *a*. В результате у 100 мерикарпиев в общей сумме не 400, а только 395 элементов 1, 2, 3 и 4. В каждом квадрате имеется определенное число нулевых элементов.

Для каждого вида в отдельности все данные по частотам элементов 10 квадратов (10 субвыборок) суммированы ($N=1000$ мерикарпиев) и получены Σ-квадраты всех значений ν_i элементов с точностью до 0.01 (табл. 4).

При условии равной вероятности в каждой из 16 клеток Σ-квадратов было бы $\nu_i=0.25$, но в действительности $\nu_i \gtrless 0.25$. В целях лучшей наглядности сравниваемых Σ-квадратов рационально представить их в виде матриц. В основе составления матриц лежит учет знаков плюс и минус при вычитании средней арифметической относительной частоты

ТАБЛИЦА 4

Σ-квадраты значений ν_i * элементов 1, 2, 3, 4 (нуль целых опущено)

	HdL **				*HdF*				*HlM*				*HmH*				*HvG*			
1	44	09	08	45	49	13	09	36	38	20	18	35	51	09	09	37	64	05	07	43
2	39	19	18	37	33	21	20	38	33	29	32	27	33	19	18	41	22	23	25	38
3	12	42	44	12	13	39	44	16	17	33	32	20	10	40	44	14	07	43	43	12
4	04	30	30	03	05	26	25	06	08	16	16	14	06	29	29	04	01	29	25	03

---

* $\nu_i = n_i/1000$.

** Здесь и в табл. 5: *HdL* — *H. dissectum* Ledeb., *HdF* — *H. dulce* Fisch., *HlM* — *H. lanatum* Michx., *HmH* — *H. moellendorffii* Hance, *HvG* — *H. voroschilovii* Gorovoi.

Таблица 5

Матрицы квадратов сравниваемых выборок

1	0	0	1
1	0	0	1
0	1	1	0
0	1	1	0

HdL—HmH

1	0	0	1
1	0	0	1
0	1	1	0
0	1	▨	0

HdF

1	0	0	1
0	0	▨	1
0	1	1	0
0	1	▨	0

HvG

1	0	0	1
1	1	1	1
0	1	1	0
0	0	0	0

HlM

(=0.25). Клетки, в которых показатели совпадают со средней арифметической ν_i элементов, заштрихованы (табл. 5). Знаку 1 соответствует $\nu_i >$ $>$ 0.25, а знаку 0 — $\nu_i <$ 0.25.

Из табл. 5 видно, что у пары *HdL—HmH* матрицы совпадают, у *HdF* матрица подобна матрице *HdL—HmH*. Матрицы *HdL—HmH* и *HdF* являются симметричными $({}^{101}_{010}$-образными). Матрица *HlM* также является симметричной, но в ней знаки 1 сконцентрированы в центре квадрата. Матрица *HvG* асимметрична. Матрица североамериканского вида *HlM* существенно отличается от матриц азиатских видов.

Таким образом, с помощью построения матриц не обнаруживаются элементы таксономической дифференциации в системе *HdL—HmH—HdF*. Матричные различия *HvG* выделяются.

Обычно смешивают виды *HlM* и *HdF*, но по соотношениям канальцев видно, что межвидовая дифференциация в системе *HdF—HlM* достаточно выраженная. Вид *H. dulce* по признакам сходства матричных данных стоит в ряду азиатских видов *Heracleum*.

В заключение следует подчеркнуть, что изучение линейных соотношений дорзальных масляных канальцев мерикарпиев у борщевиков Дальнего Востока и Северной Америки дало новое доказательство значительной обособленности североамериканского вида *H. lanatum* от родственных ему видов Азии. В группе азиатских борщевиков межвидовые черты по изучаемым признакам выражены слабее, т. е. гомоморфные особенности данной группы преобладают. Тем не менее в этой группе заметно вычленяется борщевик Ворошилова — эндемичный вид-стенофор, распространенный на побережье Японского моря в Приморском крае.

ЛИТЕРАТУРА

Горовой П. Г. (1966). Зонтичные (сем. *Umbelliferae* Moris.) Приморья и Приамурья. Систематический обзор, географическое распространение, качественный химический состав. — Джини К. (1970). Средние величины. — Кулиева Х. Г., А. Х. Лятифова. (1977). Содержание эфирных масел в плодах некоторых видов борщевика в зависимости от строения канальцев. Растит. ресурсы, 13, 1. — (Рупрехт Ф. И.) Ruprecht F. J. (1859). Revision der Umbelliferen aus Kamtschatka. Beitr. Pfl. Russ. Reich., II.

Тихоокеанский институт биоорганической химии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 2 IV 1976.

УДК 581.4 : 581.46 : 634.12

В. В. Пономаренко

СТРОЕНИЕ ЦВЕТКА НЕКОТОРЫХ ДИКОРАСТУЩИХ ВИДОВ РОДА *MALUS* MILL.

V. V. PONOMARENKO. FLOWER STRUCTURE OF SOME WILD GROWING SPECIES OF THE GENUS *MALUS* MILL.

Излагаются результаты изучения морфологии цветка некоторых дикорастущих видов яблони. В пределах рода *Malus* выявлены значительные различия в строении соцветия, количестве цветков в соцветии, диаметре цветка, длине цветоножек, размерах пестика, степени его опушения, количестве стилодиев и сроках распускания вегетативных и репродуктивных почек.

Для оценки продуктивности дикорастущих яблонь важно изучить биологию их цветения и опыления, а также особенности строения цветков.

Цветок менее подвергается изменениям под воздействием окружающей среды по сравнению с вегетативными органами растения, поэтому при изучении филогении, эволюции и таксономии рода *Malus* Mill. важное значение приобретают сведения об особенностях строения цветка дикорастущих яблонь. Изучение морфологических признаков цветка у разных сортов яблони домашней *M. domestica* Borkh. оказалось полезным для уточнения их классификации (Пономаренко, 1976). Морфологические особенности цветка могут быть также использованы при апробации видовых коллекций.

Детальные морфологические описания цветка для большинства видов яблони не проводились. Объясняется это главным образом недостаточно полно собранными живыми коллекциями и коротким периодом цветения яблони. По гербарным образцам не всегда можно судить о тонком строении цветка.

Всесоюзный институт растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) располагает большой коллекцией дикорастущих видов яблони, интродуцированных из географических районов обоих полушарий, что позволило нам провести сравнительное изучение особенностей строения цветка у 11 видов. Эту работу мы проводили на Майкопской (Северный Кавказ) и Павловской (г. Павловск Ленинградской обл.) опытных станциях ВИР в 1972—1974 гг.

Цветок яблони на цветоножке состоит из завязи, чашечки с 5 сросшимися у основания чешелистиками, венчика с 5 свободными лепестками, 18—50 тычинок и одного пестика. Пестик имеет столбик, образованный в результате срастания оснований стилодиев или самих стилодиев, несущих на верхушке рыльце (Федоров, Артюшенко, 1975).

ТАБЛИЦА 1

Число цветков в соцветии видов рода *Malus* Mill. (по данным 1972—1974 гг.)

Вид	Наблюдаемое число цветков в одном соцветии			Происхождение вида
	наименьшее	наибольшее	среднее	
M. honanensis	7	19	11.1	Центральный Китай
M. kansuensis	5	13	8.8	Центральный и юго-западный Китай
M. florentina	7	12	8.3	Западная Европа (Сев. Италия, Югославия)
M. sieboldii	5	9	7.1	Восточная Азия (Япония)
M. baccata	4	7	6.1	Восточная Сибирь
M. sieversii	4	6	5.4	Средняя Азия
M. orientalis	5	6	5.3	Кавказ
M. coronaria	3	6	4.9	Северная Америка
M. sylvestris	4	6	4.8	Европа
M. turkmenorum	3	6	4.4	Средняя Азия

В научных описаниях большей части видов нет данных о числе цветков в соцветии, диаметре цветка, размерах пестика и степени его опушения, длине цветоножек и т. д. Обычно принято считать, что в соцветии яблони содержится 4—7 цветков. По нашим данным, в пределах рода наблюдаются более значительные различия.

В табл. 1 приведено среднее число цветков в одном соцветии (количество измеренных соцветий — 30). Исследованные виды яблони по числу цветков в соцветии можно разделить на 3 группы.

1. Многоцветковые (больше 8 цветков в соцветии). К ним относятся 3 вида яблони: *M. honanensis* Rehd., *M. kansuensis* (Batal.) Schneid. и *M. florentina* (Zucc.) Schneid. Наибольшее число цветков (19) отмечено у первого вида.

2. Среднецветковые (6—7 цветков в одном соцветии). К ним относятся яблони: *M. sieboldii* (Regel) Rehd. и *M. baccata* (L.) Borkh.

3. Малоцветковые (5 и меньше цветков в одном соцветии). Это яблони *M. sieversii* (Ledeb.) Roem., *M. orientalis* Uglitzk., *M. coronaria* (L.) Mill., *M. sylvestris* (L.) Mill., *M. turkmenorum* Juz. et Pop. Наблюдается зависимость — с уменьшением числа цветков в соцветии размеры плодов увеличиваются.

Число цветков определяет форму и тип соцветия вида (Пономаренко, 1975). Многоцветковые соцветия с длинными цветоножками имеют форму короткой кисти. Ось соцветия у них удлиненная, по всей длине оси отходят цветоножки приблизительно одинакового размера. Среднецветковые и малоцветковые соцветия имеют вид зонтиковидной кисти. Ось соцветия у них развита слабо, очень укорочена, цветоножки одной длины и цветки располагаются куполообразно. У ряда видов яблони встречаются и щитковидные кисти, когда цветки располагаются в одной плоскости вследствие разной длины цветоножек: нижние длинные, а верхние короткие, например у *M. coronaria*.

Размеры частей цветка приведены в табл. 2 (количество цветков — 30). Мелкие цветки — от 16.3 до 24.2 мм в диаметре, с маленькими лепестками характерны для яблонь *M. honanensis*, *M. transitoria* (Batal.) Schneid., *M. kansuensis*, *M. florentina*. Диаметр цветка зависит от длины лепестков. Крупные цветки у *M. sylvestris*, *M. coronaria* и *M. baccata*. Обычно длина лепестка больше ширины, и только у *M. kansuensis* ширина лепестков больше длины. Цветки *M. coronaria* и *M. sieboldii* обладают сильным ароматом.

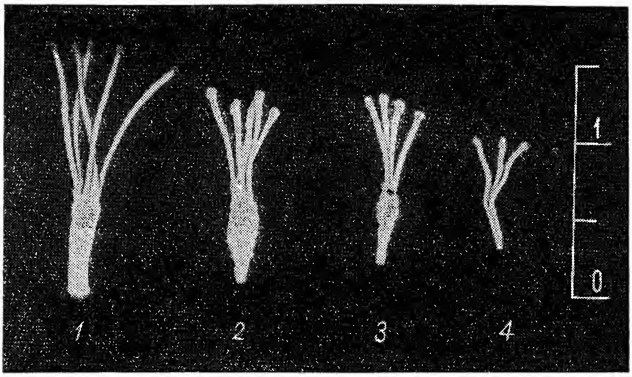
Важными морфологическими признаками являются длина и опушение цветоножки. Длинные (37 и 48.6 мм), тонкие, без опушения цветоножки у *M. baccata* и *M. sieboldii*, короткие (16.2 и 17.1 мм), толстые, с сильным опушением — у *M. orientalis* и *M. turkmenorum*. У других видов цветоножки средней длины. Цветоножки голые у *M. coronaria* и *M. honanensis*, у *M. sylvestris* они имеют среднюю степень опушения; сильно опушены цветоножки у *M. kansuensis* и *M. florentina*. Цветки отличаются и размерами чашелистиков. Узкие, опушенные чашелистики у *M. kansuensis*, *M. transitoria*, *M. florentina*. Сильное опушение чашелистиков отмечено у *M. turkmenorum* и *M. orientalis*, отсутствует опушение у *M. coronaria*, *M. baccata*, *M. sieboldii* и *M. honanensis*.

Большие различия наблюдаются в строении пестика: размерах столбика, числе стилодиев (см. рисунок), а также степени опушения. Цветки *M. honanensis*, *M. kansuensis*, *M. transitoria*, *M. florentina* отличаются небольшим пестиком (5.1 и 9.9 мм) с коротким столбиком (1.6 и 3.2 мм) и отсутствием опушения (см. рисунок, *4*), кроме цветков *M. florentina*, у которых имеется опушение в месте перехода от столбика к стилодиям. У цветков большинства видов пестик имеет 5 стилодиев (см. рисунок, *1* и *2*). У цветков *M. honanensis* и *M. kansuensis* пестик несет 2—3 стилодия (см. рисунок, *4*). В цветках *M. sieboldii* пестик имеет 4—5 стилодиев (см. рисунок, *3*). Пестик с длинным столбиком (7.9 мм), лишенным опушения, характерен для цветков *M. sylvestris*, у цветков *M. coronaria* пестик длинный (16.5 мм), но с опушенным столбиком и голыми стило-

ТАБЛИЦА 2

Размеры частей цветка (в мм) у исследованных видов рода *Malus* Mill.

Вид	Диаметр цветка	Лепестки		Длина цветоножки	Чашелистики		Длина пестика	Длина столбика
		длина	ширина		длина	ширина		
M. honanensis	16.3±0.2	6.5±0.11	6.0±0.1	19.6±0.6	2.4±0.1	1.0±0.03	5.1±0.14	2.2±0.07
M. transitoria	17.4±0.2	7.1±0.15	6.0±0.1	18.6±0.4	2.4±0.07	1.0±0.01	6.0±0.1	1.6±0.12
M. kansuensis	18.1±0.2	7.8±0.1	8.6±0.2	19.7±0.5	4.6±0.2	0.7±0.02	7.4±0.15	3.2±0.06
M. florentina	24.2±0.3	11.3±0.12	8.6±0.14	31.1±0.8	4.6±0.09	1.2±0.07	9.9±0.08	3.2±0.08
M. sieboldii	30.0±0.2	12.5±0.19	11.7±0.2	48.6±1.2	5.4±0.2	1.5±0.04	10.9±0.2	3.0±0.14
M. orientalis	40.0±0.3	15.7±0.18	11.2±0.15	16.2±0.6	4.1±0.2	1.7±0.2	10.6±0.2	2.7±0.2
M. turkmenorum	41.0±0.2	18.6±0.18	14.7±0.1	17.1±0.4	5.6±0.2	2.2±0.02	11.2±0.1	2.5±0.2
M. sylvestris	41.6±0.3	18.6±0.1	13.9±0.1	20.0±0.4	7.4±0.2	2.17±0.15	13.4±0.2	7.9±0.1
M. coronaria	45.0±0.3	19.1±0.12	14.5±0.15	24.0±0.5	5.7±0.1	1.1±0.04	16.5±0.2	5.6±0.1
M. baccata	50.0±0.4	20.9±0.15	11.1±0.15	37.0±0.6	5.3±0.2	1.5±0.05	10.1±0.08	3.0±0.11



Пестики дикорастущих видов рода *Malus* Mill.

1 — *M. coronaria* (L.) Mill., *2* — *M. orientalis* Uglitzk., *3* — *M. sieboldii* (Regel) Rehd., *4* — *M. kansuensis* (Batal.) Schneid.

диями. Среднего размера (10.1 и 10.9 мм) пестики с небольшим опушением в месте срастания — у цветков *M. sieboldii* и *M. baccata*, а у цветков *M. orientalis* и *M. turkmenorum* — с сильным опушением в месте срастания стилодиев.

Изучение процесса цветения разных видов яблони позволило уточнить последовательность распускания и рост вегетативных и репродуктивных почек. У разных видов обнаруживаются большие различия в распускании листьев в период цветения, что дает возможность сгруппировать исследованные виды следующим образом.

Первая группа характеризуется развитием репродуктивных органов до распускания листьев. Листья имеются только в виде сближенных мутовок вокруг соцветий. Рост побегов и листьев до окончания цветения не происходит. Группа объединяет европейские, кавказские и среднеазиатские виды (*M. sylvestris*, *M. orientalis*, *M. sieversii*).

Для второй группы характерно или одновременное развитие листьев и цветков или более раннее развитие листьев. Во время массового цветения дерево уже имеет листву, а к концу цветения начинается рост побегов. К этой группе относятся виды из Восточной Сибири, Дальнего Востока и Японии (*M. baccata* и *M. sieboldii*).

Третья группа характеризуется ранним распусканием вегетативных почек. Рост листьев значительно опережает наступление цветения. Цветение начинается после полного облиствления дерева. Представители этой группы — виды из Восточной Азии (*M. honanensis*, *M. kansuensis*, *M. transitoria*), а также европейский вид — *M. florentina*. Все эти виды в коллекции и самые поздноцветущие.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. У 11 дикорастущих видов яблони рода *Malus* Mill., выращиваемых в коллекциях ВИР, наблюдаются значительные различия в строении цветка.

2. Венчик цветка варьирует в пределах от 16.3 до 50 мм в диаметре. Длина пестика изменяется от 5.1 до 16.5, длина столбика — от 1.6 до 7.9 мм, число стилодиев — от 2 до 5. Варьирует и степень опушения пестика.

3. Установлены 3 группы видов, характеризующиеся различной последовательностью в развитии вегетативных и репродуктивных почек.

ЛИТЕРАТУРА

Пономаренко В. В. (1975). К вопросу о типах соцветий у яблони. Бюлл. ВИР, 54. — Пономаренко В. В. (1976). Морфология цветка яблони *Malus domestica* Borkh. и классификация ее сортов. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 57, 1. — Федоров Ал. А., З. Т. Артюшенко. (1975). Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 16 VIII 1977.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581 (571.65) : 502.76

В. Н. Кононов, Г. А. Шабанова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ФЛОРЫ МОЛДАВИИ И ИХ ОХРАНА

V. N. KONONOV, G. A. SHABANOVA. NEW AND RARE SPECIES OF THE FLORA OF MOLDAVIA AND THEIR PROTECTION

Приводится список, содержащий 21 вид высших растений, ранее не указанных для флоры Молдавии. Кроме того, отмечено 8 видов, ранее приводившихся для данной территории, но пропущенных в последних флористических сводках. Указываются их распространение по территории Молдавии, приуроченность к определенным местообитаниям и роль в растительном покрове.

Флора Молдавии систематически исследовалась русскими и зарубежными учеными уже около ста лет В. И. Липским (1889, 1894), Шмальгаузеном (1886), И. К. Пачоским (1910, 1912, 1913, 1914), Т. Савулеску и Т. Райссом (Savulescu, Rayss, 1924), Савулеску (Savulescu, 1927), Проданом (Prodan, 1939) и др., тем не менее она еще недостаточно полно изучена, особенно ее северная часть. В результате флористических исследований в последние годы авторам удалось обнаружить ряд новых для Молдавии видов, список которых приводим ниже. Кроме того, указываем виды, ранее отмеченные для Молдавии, но пропущенные в последней наиболее полной флористической сводке (Гейдеман, 1975). Все впервые обнаруженные виды хранятся в Гербарии кафедры батаники Кишиневского государственного университета им. В. И. Ленина, а часть из них передана в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Виды, впервые отмеченные для Молдавии

1. *Pteridium aquilinum* Kunth.

Очень редкое в Молдавии растение, встречающееся только в дубовом лесу на горе Мэгура Фалештского р-на. В отдельных участках леса на небольшой площади (1.5—2 га) образует почти сплошные заросли. Виду угрожает гибель в связи с хозяйственными мероприятиями (выпас скота и др.). Растение нуждается в охране.

2. *Juniperus communis* L.

Единственный экземпляр данного вида собран в дубово-грабовом лесу на правом берегу р. Днестр возле с. Арионешты Дондюшанского р-на.

3. *Festuca beckeri* (Hack.) ssp. *beckeri*

В Молдавии известен только в окрестностях с. Виноградовка Вулканештского р-на, где растет на каменисто-песчаных склонах заповедного степного участка в количестве нескольких десятков экземпляров. Из ближайших к Молдавии мест встречается на приморских песках близ устья р. Дунай в районе г. Вилково (УССР). После перерыва в распространении она появляется близ г. Анапа, затем на Ставропольской возвышенности (пески близ с. Бешпагир) и в Калмыкской АССР (возвышенность Ергени).

4. *Molinia coerulea* (L.) Moench

Очень редкий вид в Молдавии. Встречен только в Россошанском лесу (пос. Бричаны) на небольшом болоте в числе нескольких экземпляров. Для междуречья Прута и Днестра отмечен также в окрестностях г. Вилково Одесской обл.

5. *Sesleria heufleriana* Schur

Обнаружен в 1975 г. возле с. Гординешты Единецкого р-на у подножия северного каменистого склона толтровой гряды по левобережью речки Раковец. Растет здесь на площади в несколько десятков квадратных метров. Колония насчитывает около сотни крупных дерновин. Растение интересно в ботанико-географическом отношении тем, что до его нахождения в Молдавии было известно (в пределах СССР) в Карпатах, Прикарпатье и в предгорьях Северного Кавказа на субальпийских лугах. Странно, что этот вид отсутствует в Крыму, хотя Крым, как известно, характеризуется большим разнообразием экологических условий. Распространение данного вида — интересное и малоизученное явление, как и у *Rhododendron luteum* Sweet, который встречается на западе Полесья и после большого перерыва вновь появляется в лакколитовом районе Пятигорья и в горах Северного Кавказа. Распространение *Sesleria heufleriana* и *Rhododendron luteum* трудно объяснить современными физико-географическими условиями. Ареалы этих видов формировались в далеком прошлом, и условия их образования пока неизвестны. *Sesleria heufleriana* угрожает полное исчезновение, поскольку толтровая гряда, где он растет, используется как каменоломня. Нуждается в срочных мерах по охране.

6. *Sorghum halepense* (L.) Pers.

Изредка встречается на полях в ряде мест (в окр. г. Кишинева), но, видимо, имеет тенденцию к распространению. Сорное растение.

7. *Carex humilis* Leyss.

Широко распространенное и в ряде мест довольно обычное растение (ст. Гидигич, окр. г. Оргеева и сел. Гояны Дубоссарского р-на, Севериновки Каменского р-на, Городиште и Почумбены Единецкого р-на, Белочи Рыбницкого р-на). Растет главным образом на сухих, преимущественно каменисто-известняковых склонах вместе со *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr., *Salvia nutans* L., *Jurinea stoechadifolia* (Bieb.) DC. Эколого-фитоценотически заметно отличается от *Carex humilis*, распространенного в средней полосе европейской части СССР и характерного для луговых степей.

8. *Carex vesicaria* L.

Очень редкий в Молдавии вид, хотя за ее пределами обычен. Собран А. А. Рошу в окрестностях пос. Бричаны (Россошанский лес), на территории заповедной березовой дубравы.

9. *Colchicum fominii* Bordz.

Отмечен в большом количестве в Буджакской степи (близ г. Комрата) и в окрестностях г. Кишинева (район Рышкановки), где растет на сухих ковыльно (*Stipa lessingiana*)-разнотравных склонах и в лесопосадке. Для окрестностей г. Кишинева Т. С. Гейдеман (1975), вероятно ошибочно, приводит *Colchicum autumnale* L., который, как известно, является растением влажных лугов и распространен в крайних западных районах Украины (Карпаты и Прикарпатье). Тот же автор отмечает возможность нахождения в Молдавской ССР *Colchicum fominii*, приведенного во «Флоре УРСР» (1950, т. 3) для соседних районов Украины (с. Кардамичевка Одесской обл.). Однако в первом издании «Визначника рослин УРСР» (1950) не указаны его конкретные местонахождения в юго-западных районах степной полосы. Во втором издании этого труда (1965) данный вид не упоминается вовсе. К. Захариади (Zachariadi, 1966), приводя *Colchicum fominii* для флоры Румынии, считает его видом, распространенным в Добрудже и юго-западных районах Украины и Молдавии, где он приурочен к сухим склонам холмов. В морфолого-систематическом отношении он считается сходным с *Colchicum arenarium* Waldst. et Kit. и *C. laetum* Stev. Данные виды Захариади рассматривает как возможные географические расы *C. arenarium*. Наши экземпляры Н. Н. Цвелев относит к *C. fominii* (устное сообщение). Редкость нахождения данного вида в Молдавии, вероятно, определяется крайним пределом его распространения.

10. *Muscari neglectum* Guss.

Изредка встречается в степях и на многолетних залежах (окр. г. Кишинева, с. Каушаны). Не всегда достаточно хорошо отличается от *Muscari racemosum* (L.) Mill.

11. *Ornithogalum nutans* L.

Относительно этого вида существует некоторая неясность. Пачоский (1914) сомневается в возможности произрастания *O. nutans* на территории России и все экземпляры, собранные им, относит к *O. boucheanum* Aschers. Вероятно, ошибочно *O. nutans* указан во «Флоре СССР» для Средне-Днепровского района, поскольку позднее в «Визначнике рослин УРСР» (1965) для флоры Украины не приводится. Некоторые авторы (Пачоский, 1914; Крашенинников, 1935; Zachariadi, 1966) допускают, что в некоторых местообитаниях *O. nutans* является одичавшим.

В Молдавии *O. nutans* спорадически встречается небольшими колониями в окрестностях с. Злоти Чимишлийского р-на на полянах в составе разнотравно-луговой степи и под пологом дубового редколесья. В этих хорошо сохранившихся растительных сообществах растение производит впечатление естественного компонента травостоя. Для Молдавии это пока единственное местонахождение данного вида. Растение нуждается в охране.

12. *Herniaria polygama* J. Gay. (*H. euxina* Klok.)

Наши экземпляры, согласно обработке И. Г. Зоза (1976), определяются как *Herniaria euxina* Klok. Этот вид, как отмечает Зоз, близок к *H. polygama*, от которого отличается эллиптической или яйцевидной, а не продолговатой чашечкой и характером опушения. *H. euxina* считается более южной расой, замещающей *H. polygama*. Отмеченные выше различающие их признаки у молдавских экземпляров проявляются довольно ясно, однако различия между северной и южной расами не всегда достаточно четко определены. Так, например, экземпляры со Ставропольской возвышенности (с. Бешпагир) характеризуются промежуточными признаками.

В Молдавии данный вид встречается в сухих степях Чадыр-Лунгского р-на (села Тараклия и Копчак). Далее к югу он встречен на солонцеватых местах морского побережья близ с. Приморское Татар-Бунарского р-на УССР. Очень редкое растение.

13. *Ficaria calthifolia* Rchb.

Встречен на небольшой площади в дубово-грабовом лесу в балке на правом берегу р. Днестр близ с. Сахарна Резинского р-на.

14. *Ranunculus muricatus* L.

Очень редкий в Молдавии вид, растет возле с. Бахмут Каларашского р-на на местах с нарушенным растительным покровом. Вероятно, заносный сорняк. Из ближайших мест известен для южного Крыма.

15. *Papaver pavoninum* Schrenk.

Заносный. Отмечена небольшая колония (до 15—20 экземпляров) на обочине дороги (близ пос. Страшены). До сих пор приводился только для Средней Азии (Попов, 1937).

16. *Euphorbia dentata* Michx.

Обнаружен пока в одном месте — возле с. Гояны Дубоссарского р-на (устье р. Ягорлык) в качестве полевого сорняка. Обычен здесь также на обочинах дорог и нарушенной целине по известняково-каменистым склонам. Встречается на небольшой площади, но довольно плотными скоплениями. Очевидно, имеет тенденцию к быстрому расселению. Вид появился на территории СССР недавно и отсутствует во всех «Флорах» и «Определителях». Отмечен только для Ставропольского края в районе Кавказских Минеральных вод (Михеев, 1976).

17. *Dracocephalum thymiflorum* L.

Встречен только один раз на сухом степном склоне в окрестностях г. Кишинева.

18. *Melittis melissophyllum* L.

Редкий в Молдавии вид, встречен нами в небольшом количестве экземпляров в дубовых лесах возле сел Гординешты и Брынзены Единецкого р-на.

19. *Asperula tinctoria* L.

Встречается только на севере Молдавии на открытых степных склонах, главным образом по каменистым местам и опушкам возле с. Фетешты Единецкого р-на. Местами довольно обычен.

20. *Artemisia sieversiana* Willd.

Отмечено несколько десятков экземпляров в лесопосадке в окрестностях г. Кишинева. Заносное растение.

21. *Aster salignus* Willd.

Встречается на пойменных лугах в окрестностях г. Кишинева. Местами сравнительно обычен как естественный компонент луговых ценозов.

Виды, не отмеченные для Молдавии в последних флористических сводках

22. *Hierochloë repens* (Host) Beauv.

Широко распространен в южных районах Молдавии. Приводится во «Флоре Европейской части СССР» (1974).

23. *Spergula vulgaris* Boenn.

Сорняк в посевах. Собран на горе Мэгура (Фалештский р-н), где растет на небольшой площади. Ранее приводился Пачоским (1914) без указания конкретных мест произрастания.

24. *Ranunculus flammula* L. (*R. reptans* L.).

Очень редкое растение. Встречен один раз на заболоченном лугу близ с. Войново Страшенского р-на. Приводится Т. С. Гейдеман (1975) со ссылкой на Борзу (Borza, 1949) без указания конкретных местонахождений.

25. *Malcolmia africana* (L.) R. Br.

Приводится Шмальгаузеном (1895) для с. Рашкова Каменского р-на.

26. *Frankenia pulverulenta* L.

В гербарии Батанического института им. В. Л. Комарова АН СССР имеется гербарный экземпляр из окрестностей г. Григориополя, собранный А. О. Нордманном.

27. *Laserpitium latifolium* L.

Гейдеман (1975) приводит данный вид для севера Молдавии с примечанием, что сборы Кейхеля, проведенные в 1898 г., не были повторены. Следует отметить, что еще до Кейхеля для окрестностей Каракушан *Laserpitium latifolium* указывался Шмальгаузеном (1895). Нам удалось обнаружить его в довольно большом количестве в заповедной березовой дубраве Россошанского леса (пос. Бричаны).

28. *Cirsium erisithales* (Jacq.) Scop.

Этот очень редкий для Молдавии вид был обнаружен только однажды на заболоченном месте в Россошанском лесу (пос. Бричаны) в числе нескольких экземпляров. Приведен для Молдавии во «Флоре СССР» (1963, т. 28).

29. *Centaurea ruthenica* Lam.

Шмальгаузен (1895) указывал этот вид для с. Рашкова. Приводится для Молдавии во «Флоре СССР» (1963, т. 28).

ЛИТЕРАТУРА

Визначник рослин УРСР. (1950, 1965). — Гейдеман Т. С. (1975). Определитель высших растений Молдавской ССР. — Зоз И. Г. (1976). О восточноевропейских видах рода *Herniaria* L. (*Caryophyllaceae*). Нов. сист. высш. раст., 13. — Крашенинников И. М. (1935). Род птицемлечник — *Ornithogalum* L. Флора СССР, 4. — Липский В. И. (1889). Исследования о флоре Бессарабии. — Липский В. И. (1894). Новые данные для флоры Бессарабии. — Михеев А. Д. (1976). Дополнение к флоре района Кавказских Минеральных вод. Бот. ж., 61, 7. —

Пачоский И. К. (1910). Основные черты развития флоры юго-западной России. — Пачоский И. К. (1912). Материалы для флоры Бессарабии. Тр. Бессараб. общ. естествоисп., 1, 3. — Пачоский И. К. (1913). Злаки Херсонской губернии. — Пачоский И. К. (1914). Очерк растительности Бессарабии. — Попов М. Г. (1937). Семейство маковые — *Papaveraceae.* Флора СССР, VII. — Шмальгаузен И. Ф. (1886). Флора Юго-западной России, Крыма и Северного Кавказа, 1—2. — Шмальгаузен И. Ф. (1895, 1897). Флора средней и южной России, Крыма и Северного Кавказа, 1—2. — Флора Европейской части СССР. (1974). I. — Borza Al. (1949). Conspectus florae Romaniae regionumque affinium. — Prodan J. (1939). Flora mica flustrata a Romaniei. — Savulescu Tr. (1927). Die Vegetation von Bessarabien mit besonderer Berücksichtigung der Steppe. — Savulescu Tr., T. Rayss. (1924). Materiale pentru Flora Basarabiei. — Zahariadi K. (1966). Flora Republicii socialicte Romania. XI.

Кишиневский государственный университет.

Получено 18 V 1977.

УДК 06.053 : 581 : 502.76

Н. Т. Замула, С. С. Харкевич, Л. Н. Егорова

IV СЕССИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО РЕГИОНАЛЬНОГО НАУЧНОГО СОВЕТА ПО ПРОБЛЕМЕ «БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ, ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА»

(30 мая — 3 июня 1977 г., Благовещенск)

N. T. ZAMULA, S. S. KHARKEVICH, L. N. YEGOROVA. IV SESSION OF FAR EASTERN REGIONAL SCIENTIFIC COUNCIL FOR THE PROBLEM «BIOLOGICAL BASES FOR RATIONAL USAGE, TRANSFORMATION AND PROTECTION OF THE PLANT WORLD» (MAY 30—JUNE 3 1977, BLAGOVESHCHENSK)

IV выездная сессия Дальневосточного регионального Научного совета по проблеме АН СССР «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» состоялась 30 мая— 3 июня 1977 г. в Благовещенске.

Сессию открыл председатель оргкомитета, ректор Благовещенского сельскохозяйственного института (БСХИ) В. А. Воронин. Участников сессии приветствовал заместитель заведующего отделом науки Амурского обкома КПСС Н. Н. Недельский.

С докладом об этапах ботанических исследований и их итогах на советском Дальнем Востоке после Великой Октябрьской социалистической революции выступил председатель Научного совета С. С. Харкевич. До революции батанические исследования в регионе проводили ученые-одиночки, приезжавшие с экспедициями. В советское время исследования осуществляют большие научные коллективы. Советский период подразделен на подпериоды, определяемые организацией и деятельностью соответствующих заведений и учреждений: Дальневосточного государственного университета (ДВГУ) и Дальневосточного научно-исследовательского института (1922—1932 гг.); Дальневосточного филиала АН СССР (1932—1970 гг.); Дальневосточного научного центра АН СССР (ДВНЦ) (с 1970 г.). В настоящее время ботанические исследования на Дальнем Востоке проводят семь академических учреждений, университет, пять педагогических и два сельскохозяйственных института, 10 заповедников. О росте числа печатных работ можно судить, сравнивая «Библиографию по флоре и описанию растительности Дальнего Востока» В. Л. Комарова (1928), содержащую 1226 названий, и «Флору, растительность и растительные ресурсы Дальнего Востока. Указатель литературы (1928—1969 гг.)», вышедшую под редакцией П. Г. Горового в 1973 г. и включающую 7510 работ.

Доклад ученого секретаря Совета Л. Н. Егоровой содержал сводный отчет о проведенных в 1976 г. ботанических исследованиях в 22 учреждениях региона. В системе ДВНЦ исследования осуществляли Биологопочвенный институт (БПИ), Тихоокеанский институт географии (ТИГ), Хабаровский комплексный научно-исследовательский институт Дальневосточного научного центра (ХабКНИИ), Институт биологических проблем Севера (ИБПС), Ботанический сад (БС), Горно-таежная станция, заповедники Уссурийский и «Кедровая падь». Интересные наблюдения выполнены на кафедре ботаники ДВГУ, БСХИ, а также в Сихотэ-Алинском и Кроноцком государственных заповедниках. Под эгидой Совета проведены исследования Тихоокеанским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО), его Сахалинским отделением (СахТИНРО), Камчатской лесной опытной станцией. В Совет поступили отчеты о работе дальневосточных экспедиций Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) и Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства (ВИР). В сводном отчете охарактеризовано 38 тем. Отмечены возросший научный уровень исследований, затрагивающих широкий круг вопросов, активизация работы по созданию гербария, коллекции плодов и семян. Продолжены исследования флоры и растительности Чукотки, Камчатки, Нижнего Приамурья, Приморья, Сахалина. Проведены геоботанические исследования болот и лугов Амурской обл. Продолжены работы по выявлению редких и исчезающих видов растений региона и разработаны мероприятия по их охране. В 1976 г. опубликована монография В. А. Красилова «Цагаянская флора и развитие растительности на рубеже мезозоя и кайнозоя» и 3 сборника: «Охрана природы на Дальнем Востоке», «Низшие растения Дальнего Востока» и «Комаровские чтения» (вып. XXIV). Сдано в печать 4 монографии и 5 сборников. По материалам III сессии Совета подготовлен и сдан в печать сборник «Ботанические исследования на Дальнем Востоке», содержащий материалы об основных достижениях ботаников за девятую пятилетку.

На сессии заслушано 36 научных докладов по различным разделам ботаники.

Основные итоги и перспективы изучения низших растений в регионе были освещены в докладе **З. М. Азбукиной** и **М. М. Назаровой** (БПИ).

Грибным болезням семян сои, главной технической культуры Дальнего Востока, был посвящен доклад **С. А. Жуковской** (БПИ). Она подчеркнула, что посев пораженными семенами влечет передачу болезни на растения в период вегетации.

Серия докладов по сосудистым растениям началась с сообщения **А. П. Нечаева** (Хабаровский педагогический институт) «Северные пределы распространения деревьев и кустарников кедрово-широколиственных лесов в Нижнем Приамурье». В связи с концентрацией в Нижнем Приамурье северных границ распространения многих представителей неморальных лесов он предложил организовать несколько заповедников. Сообщение о флоре восточной части хребта Тукурингра, где расположен Зейский госзаповедник, сделала **Л. Ф. Голышева** (ХабКНИИ). На этой территории расположен горно-тундрово-лесной бореальный комплекс, неоднородный по своим географическим связям и экологическим особенностям; в него входят 437 видов, относящихся к 234 родам и 79 семействам. Преобладают виды восточносибирско-дальневосточного, голарктического и евразиатского типов ареала. **С. Д. Шлотгауэр** (ХабКНИИ) рассказала о флоре труднодоступного хребта Геран, где выявлено 400 видов сосудистых растений, в том числе 7 видов отмечены впервые для региона и свыше 20 — для Охотии. Высокогорные виды составляют 25% от общего числа и представлены в основном видами субокеанического склада. Роль континентальных видов значительно снижена и возрастает к северо-западу от исследованных высокогорий.

Доклад **Т. Н. Ульяновой** (ВИР) был посвящен сегетальной флоре Приморского края. Отмечено 170 видов сорных растений, относящихся к 116 родам, 39 семействам. Около 20 видов являются злостными сорняками.

Т. Г. Буч (БПИ) доложила об изучении с помощью сканирующего электронного микроскопа наружной поверхности спермодермы 24 видов камнеломок Северной Корякии. У 8 выявленных видов секции *Trachyphyllum* Gand. установлены бугорчатый, столбчатый и переходный типы скульптуры.

Исследование цитоэмбриологии *Eleutherococcus senticosus* Maxim., проведенное **Л. П. Артамоновой** (Уссурийский педагогический институт), позволило выяснить, что в каждом гнезде завязи пестичных цветков закладываются две семяпочки, но развивается лишь одна анатропная слабокрассинуцеллятная семяпочка. Зародышевый мешок Polygonum-типа, пыльца — трехклеточная. Обоеполые цветки отличаются слабой жизнеспособностью как женской, так и мужской сфер.

Вопросу морфологической изменчивости дальневосточных пионов (*Paeonia lactiflora* Pall., *P. oreogeton* S. Moore, *P. obovata* Maxim.) был посвящен доклад **Н.В. Македонской** (БС). Ею выделено восемь декоративных форм для использования в озеленении населенных пунктов.

Была заслушана серия докладов по исследованию растительного покрова. Итоги и перспективы изучения растительности в регионе освещены в докладе **Н. С. Шеметовой** (БПИ).

О научных основах рационального использования лесов сообщили **В. А. Розенберг, Ю. И. Манько** и **Д. Ф. Ефремов** (БПИ). Ими обоснованы принципы дифференциации всех форм пользования лесами применительно к особенностям географических фаций основных лесных формаций и специфике их типологического состава. Подчеркнута необходимость доведения всех рекомендаций по рациональному использованию лесов до уровня ведомственных инструкций.

В сообщении **Е. С. Зархиной** (Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства — ДальНИИЛХ) «Ландшафтные позиции и роль лесной растительности на Зейско-Буреинской равнине» затронуты вопросы ландшафтной политики на Зейско-Буреинской равнине — житнице Дальнего Востока. Приведены статистические данные, подтверждающие «лесную» гипотезу зональной принадлежности равнины, свидетельствующую о возможности и необходимости обеспечения оптимальной защитно-климаторегулирующей облесенности ее территории.

Возрастным изменениям в лиственничниках Приамурья был посвящен доклад **В. Н. Цыбукова** (ДальНИИЛХ). Подавляющая часть лиственничников Приамурья проходит в течение жизненного цикла ряд этапов, характеризующихся специфическими лесоводственно-таксационными особенностями, которые следует учитывать при изучении и ведении хозяйства. В Приамурье наиболее представлены беспожарный, послерубочный и послепожарный типы динамики лесных фитоценозов, для которых составляются лесотаксационные нормативы.

В докладе **Ю. И. Манько** и **В. П. Ворошилова** (БПИ) показаны географические особенности естественного возобновления аянской ели после рубок и пожаров в различных частях ее ареала и сделан вывод о более высокой устойчивости ельников типичной географической фации к влиянию лесоразрушительных факторов. По мнению авторов, природе еловых лесов наиболее соответствуют рубки с неполной уборкой материнского древостоя.

Биологические основы выращивания посадочного материала ели аянской освещены в докладе **Е. Ф. Лубенской** (ДальНИИЛХ). Тепличный способ выращивания сеянцев втрое сокращает расход семян и вдвое — срок выращивания. С 1969 г. на Дальнем Востоке начаты опыты по получению и использованию посадочного материала с закрытыми корнями. **Л. А. Ершовым, Л. П. Гуль** и **Е. Ф. Лубенской** (ДальНИИЛХ) установлено, что приживаемость этих культур довольно высокая и мало зависит от срока посадки. Они рекомендуют торфо-компостный брикет объемом 250—300 мл со съемной полиэтиленовой оберткой.

В жизни лугово-болотных сообществ Приамурья с доминированием кочкообразующих осок (*Carex appendiculata*, *C. schmidtii*, *C. minuta* и *C. meyeriana*), по мнению **Г. Д. Дыминой** (Благовещенский педагогический институт), большую роль играют мышевидные грызуны, в частности полевки. Своей роющей деятельностью они улучшают водно-воздушный и минеральный режимы почв и способствуют появлению на закочкаренных лугах разнотравья. Взаимоотношения осок и полевок сбалансированы и не приводят к вредным последствиям.

Серия докладов по растительным ресурсам началась с доклада **Л. Н. Слизик** (БС) «Итоги и перспективы изучения полезных растений природной флоры в Ботаническом саду ДВНЦ АН СССР». В результате многолетней работы по созданию и изучению коллекций полезных растений флоры Приморья накоплен значительный практический опыт по выращиванию и размножению видов и форм кормовых, лекарственных, декоративных и древесно-кустарниковых растений, перспективных для народного хозяйства.

Проблемам оценки пределов зимостойкости и рационального размещения полезных растений на вновь осваиваемых территориях был посвящен доклад **И. П. Петуховой, К. В. Мигина и В. Г. Туркеня** (БС). На основе разработанной ранее принципиальной схемы зимостойкости фенотипа для древесных и кустарниковых растений с учетом специфики климата Приморья разработаны и рекомендуются новые лабораторные методы быстрой и массовой диагностики зимостойкости растений, в том числе метод испытания в режимах переменных температур в специальных термокамерах, а также использование импульсного метода ядерного магнитного резонанса.

С докладом «Таксономические особенности элементарного химического состава растений Дальнего Востока» выступил **А. А. Бабурин** (ХабКНИИ). Определены биогеохимические параметры содержания зольных макро- и микроэлементов и азота в ассимилирующих органах 70 видов, четко отражающих их таксономию. Соотношения элементов, а также их групп подвержены значительно меньшей индивидуальной, экологической и сезонной изменчивости, чем их абсолютные значения.

Сообщение **Г. И. Синицкой, К. Г. Чупахиной и Л. И. Ермолаевой** (БСХИ) было посвящено содержанию кальция, фосфора и иода в луговых травах. У 24 изученных видов кормовых растений южной части Зейско-Буреинской равнины отмечен дефицит этих элементов.

М. И. Прозорова (ХабКНИИ) изучала влияние гидротермических факторов среды на активность микробиологических процессов в почвах болотных и луговых биогеоценозов долины р. Зеи. Установлена зависимость этих процессов от уровня болотных вод, влажности почвы и ее температуры.

В. В. Голубев (БСХИ) сделал сообщение о влиянии химических, физических и биологических факторов окультуривания почв в условиях Амурской обл. По его мнению, главным средством бездефицитного баланса органического вещества в почве должно быть применение посева многолетних трав.

С докладом «Пути увеличения урожая овощей в районах, прилегающих к БАМ» выступила **С. А. Голубева** (БСХИ). О проблеме оленьих пастбищ Верхнего Приамурья в связи со строительством БАМ говорил в своем сообщении **В. И. Серебренников** (Лаборатория организации и планирования сельскохозяйственного производства ДВНЦ АН СССР).

Два доклада о морских водорослях сделали сотрудники ТИНРО. **М. В. Суховеева** осветила вопрос о распространении, состоянии запасов и биологических основах рационального ведения промысла анфельции и ламинарии. Указаны меры сохранения запасов и предельные размеры вылова в заливах Петра Великого и Измены. **В. Ф. Макиенко** сообщила о результатах промышленного выращивания морских водорослей как меры для сохранения прибрежных биоценозов.

Проблемам охраны растительного мира было посвящено 5 докладов. О естественном возобновлении *Abies gracilis* Kom. в Кроноцком заповеднике рассказала **Т. П. Хорт**. Установлено, что возобновление пихты под пологом древостоя протекает довольно интенсивно и приурочено к валежу и микроповышениям. Изучены численность подроста, динамика роста и возрастная структура, оптимальные условия для появления всходов.

А. Т. Науменко (Кроноцкий заповедник) доложил о формировании территориально изолированных растительных группировок в условиях активно действующего вулканизма. Пути формирования этих фитоценозов на восточном побережье Центральной Камчатки происходят в следующих направлениях: 1) доминирование чистых каменноберезовых лесов, 2) тенденция древесной растительности к преодолению постоянно высокой конкурентной способности камчатского высокотравья, 3) слабая вторичная экспансия хвойных на весьма ограниченных территориях, 4) сохранение рефугиумных участков — стаций переживания.

В докладе **В. П. Ворошилова** и **А. Н. Сидельникова** (БПИ) «Особенности размещения растительности в районе сольфатарных полей (на примере вулкана Менделеева)» показана микрозональность растительности, обусловленная различной устойчивостью отдельных видов растений к загрязнению воздуха агрессивными соединениями, а также к специфическим микроклиматическим и эдафическим условиям, складывающимся вокруг этих своеобразных проявлений вулканизма. Авторы предлагают оценивать устойчивость деревьев и кустарников по степени близости их к действующим сольфатарам.

О биологических особенностях деревянистых лиан Приморья и возможных путях их охраны говорила **Л. Н. Слизик** (БС). На основании полученных данных разработаны практические рекомендации по их размножению и использованию в зеленом строительстве. Намечены возможные пути охраны: для реликтовых и редких видов — культура, полукультура, реинтродукция; для видов ягодных лиан, сокращающих свое распространение, учет очагов полиморфизма, создание заказников-накопителей, регулирование сбора ягод.

Пути сохранения ценных форм дикорастущих плодовых и ягодных растений юга Дальнего Востока освещены в докладе **К. В. Мигина** (БС).

По его мнению, особенно важное значение имеют отбор и сохранение ценных форм из районов прогрессирующего антропогенного воздействия, в том числе и зоны БАМ. Целесообразно предусмотреть проведение этой работы как плановой в Ботаническом саду ДВНЦ АН СССР.

С перспективами развития г. Благовещенска участников сессии познакомил главный архитектор города **А. С. Селезнев**; **В. А. Воронин** рассказал о перспективах развития БСХИ.

Информационное сообщение **С. С. Харкевича** было посвящено итогам годичной сессии Научного совета, проходившей в Ташкенте 17—20 апреля 1977 г., и подготовке к VI делегатскому съезду ВБО в 1978 г. в Кишиневе.

В обсуждении докладов и проекта решения приняли участие около 20 человек.

Участники сессии одобрили сводный отчет о научно-исследовательской работе по проблеме за 1976 г., а также деятельность Бюро Совета за отчетный период.

В принятом решении отмечены возросший научный и методический уровень исследований, более тесная связь с запросами растениеводства, лесоводства, охраны природы.

Было с удовлетворением отмечено, что на кафедрах ботаники БСХИ и Благовещенского педагогического институтов выполнены интересные в научном плане и важные в практическом отношении исследования по изучению лугов Амурской обл. и повышению их продуктивности, химическому составу кормовых растений, изучению флоры Хинганского заповедника.

Ботаническим коллективам и ботаникам, работающим в краях и областях региона, рекомендовано приступить к подготовке аннотированных списков редких видов растений, нуждающихся в охране, и добиваться принятия постановлений советских органов по их охране; усилить работы по изучению и охране растительного мира в зоне восточного участка БАМ.

Сессия обратила внимание руководителей научных учреждений, вузов на необходимость организации комплексных экспедиций в недостаточно изученные районы, сбора полного гербарного материала и обеспечения его научной обработки и хранения.

Сессия обратилась с просьбой в Президиум ДВНЦ АН СССР о рассмотрении вопроса о создании лаборатории ботанического ресурсоведения в Ботаническом саду ДВНЦ АН СССР, а также структурных подразделений по изучению растительного мира Амурской и Камчатской областей.

Для участников сессии были организованы экскурсии по городу, по р. Амур, а также в живописное урочище Мухинка для ознакомления с растительным миром правого берега р. Зеи.

Участники сессии выразили глубокую признательность партийным и советским органам Благовещенска, ректорату БСХИ, коллективам кафедр ботаники этого института, а также Благовещенского педагогического института за хорошую организацию работы сессии.

**Благовещенский сельскохозяйственный институт,
Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.**

Получено 28 VI 1977.

УДК 581.9 : 502.76

А. М. Семенова-Тян-Шанская, М. С. Боч

О СОЗДАНИИ СЕКЦИИ «ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА» В НАУЧНОМ СОВЕТЕ ПО ПРОБЛЕМЕ «БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ, ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА»

A. M. SEMENOVA-TYAN-SHANSKAYA, M. S. BOCH. ON THE ESTABLISHMENT OF THE SECTION «PROTECTION OF THE WORLD OF PLANTS» IN THE SCIENTIFIC COUNCIL FOR THE PROBLEM «BIOLOGICAL BASES OF RATIONAL USAGE, TRANSFORMATION AND PROTECTION OF THE PLANT WORLD»

Учитывая все возрастающее значение охраны окружающей среды, в том числе и растительного мира, Научный совет АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» организовал в составе Совета новую секцию «Охрана растительного мира». Состав секции и программа ее работы были утверждены на Всесоюзном совещании по подведению итогов ботанических исследований в СССР и перспективам их развития в ближайшее десятилетие, которое состоялось в Ташкенте 18—20 IV 1977. Руководителями являются: Б. П. Колесников — председатель, два его заместителя: В. И. Парфенов и А. М. Семенова-Тян-Шанская и ученый секретарь М. С. Боч. Членами секции избраны 37 ботаников — представителей вузов и научных учреждений страны. Задачи секции следующие: 1) координация всех работ по охране ботанических объектов, проводимых в СССР; 2) выявление роли растительного покрова при оптимизации ландшафтов и прогнозирование его изменений под влиянием хозяйственной деятельности; 3) разработка принципов отбора редких видов растений и растительных сообществ для организации их охраны; 4) организация участия ботаников в подготовке основ законодательств об охране растительного мира.

Для осуществления этих задач в первую очередь необходимо: а) инвентаризировать все ботанические объекты (виды растений и растительные сообщества), намеченные для охраны и вошедшие в состав списков охраняемых объектов; б) начать исследования по разработке методик и режимов охраны; в) изучить состояние популяций редких и исчезающих видов, структуру и динамику растительных сообществ, нуждающихся в охране; г) провести работу по включению всех заслуживающих внимания ботанических объектов в систему государственной охраны.

Более подробная программа работ по охране растительного мира должна разрабатываться ботаническими учреждениями при участии членов Секции.

В ближайшие годы Секция планирует провести ряд совещаний и научных школ. В сентябре 1977 г. в Риге состоялась Первая научная школа по основам охраны флоры и растительности на примере Национального парка Гауя, информация о которой будет опубликована в «Ботаническом журнале», организованная Институтом биологии АН Латвийской ССР. В 1978 г. вопросы охраны растительного мира будут обсуждаться на втором совещании по охране природы Нечерноземья, организуемом Ивановским государственным университетом. В этом же году в Кишиневе состоится VI делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества, где будет работать специальная секция «Охрана растительного мира». В 1979 г. в Минске планируется совещание по оптимизации болотных ландшафтов, организуемое секцией болотоведения Всесоюзного ботанического общества и Институтом экспериментальной ботаники АН БССР.

Проведение Второй научной школы на тему «Основы охраны растительного покрова при оптимизации ландшафтов» планируется в 1980 г. в Вильнюсе на базе Института ботаники АН Литовской ССР. Третья научная школа будет посвящена основам охраны флоры и растительных сообществ в заповедниках (место и время проведения не уточнены). II Всесоюзное совещание по охране растительного мира планируется провести в 1980 г. в Москве в МГУ.

Секция также рекомендует проведение более узких симпозиумов по вопросам охраны растений и растительности отдельных регионов, что должно способствовать и пропаганде научных основ охраны природы, которой должен заниматься каждый ботаник.

Руководство Секции обращается с просьбой ко всем научно-исследовательским и учебным ботаническим учреждениям: институтам и лабораториям ботаники, кафедрам ботаники университетов, педагогических, сельскохозяйственных и других институтов с просьбой представить сведения о проводимых ими исследованиях по охране растительного мира. Эти сведения просим оформить в виде ответов по прилагаемой анкете и выслать ученому секретарю Секции Марине Сергеевне Боч в адрес Научного совета: 197022, Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2, Ботанический институт АН СССР.

Полученные данные будут обобщены, проанализированы и доложены на VI съезде ВБО в Кишиневе, что будет способствовать координации работ по охране растительного мира в СССР.

Ниже приводим Анкету по учету исследований по охране растительного мира.

АНКЕТА

по учету исследований, проводимых по охране растительного мира
(научное учреждение: институт, кафедра, лаборатория; адрес)

1. Какие работы уже выполнены по данной тематике: взяты под охрану те или иные объекты, опубликованы статьи или книги по охране отдельных видов растений или их сообществ.

2. Перечислить названия организованных ботанических заказников или памятников природы, указав год организации, причины охраны, площадь заказника и его географическое положение, а также объектов, намеченных к охране.

3. Какие работы по охране ботанических объектов проводятся в настоящее время или запланированы на будущее.

4. Как организована пропаганда охраны растительного мира (статьи в газетах и журналах, брошюры, выступления по радио и т. п.).

5. Кто из сотрудников конкретно участвует в данной тематике (с указанием занимаемой ими должности и ученой степени). Кто является руководителем этих работ.

6. Какие вопросы охраны растительного мира следует считать первоочередными для обсуждения их на совещаниях, симпозиумах и в печати.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 X 1977.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 92 (47+57)

П. А. Генкель. Христофор Яковлевич Гоби. М., «Наука», 1976, 166 стр., 14 ил., тираж 12 000, ц. 52 коп.

V. N. GUTINA. *P. A. GENKEL.* CHRISTOFOR YAKOVLEVICH GOBI

Недавно биографический раздел отечественной литературы по истории науки пополнился научной биографией Х. Я. Гоби — выдающегося систематика, морфолога и эколога, основателя отечественной школы криптогамистов. Биография написана П. А. Генкелем, являющимся не только известным специалистом в области экспериментальной физиологии и экологии растений, но и историком науки. Интеграция этих двух сторон научной деятельности позволила автору создать ценный труд, в котором содержится анализ разностороннего научного творчества не только самого Гоби, но и большого числа представителей созданной им научной школы. Труд Генкеля — это первое обстоятельное исследование жизненного пути и научного наследия Гоби, в котором с позиций современной науки дан анализ основных результатов его деятельности. Особый интерес представляет вклад Гоби в создание и развитие криптогамического направления в отечественной ботанике, в недрах которого в Петербургском университете зародились исследования в области микробиологии.

В разделе «От автора» Генкель обосновывает написание биографии Гоби отсутствием достаточно полного и объективного освещения его жизни и творчества, а также необходимостью исправить допущенные в ряде работ некоторые неверные оценки. Во «Введении» автор характеризует истоки научных интересов Гоби, непосредственное влияние на него идей А. Н. Бекетова, Л. С. Ценковского и А. С. Фаминцына. Он стал продолжателем научных традиций этих ученых. Речь прежде всего идет о развитии им онтогенетического направления при изучении морфологии и биологии низших организмов, основателями которого были Ценковский и Фаминцын. Кроме того, автор убедительно доказывает, что отрицательные оценки деятельности Гоби как педагога были ошибочны. Созданная им школа — яркое свидетельство, по мысли автора, большого педагогического таланта Гоби, посвятившего преподаванию 47 лет жизни.

В главе «Жизненный путь Х. Я. Гоби» автор описывает его первые шаги в науке, характеризует философские и общебиологические взгляды Гоби — материалиста и дарвиниста. Вызывает, однако, сожаление, что автор, лично знавший Гоби и располагавший воспоминаниями о нем своего отца — А. Г. Генкеля, не дал более живого и полного описания жизненного пути Гоби, которое было им сделано в рукописном варианте биографии.

В обширной главе «Научная деятельность Х. Я. Гоби» автор дает анализ многогранного творчества Гоби, выделяет периоды и направления в его деятельности, дает критическую оценку его научным воззрениям. Каждое из выделенных направлений определялось не характером изучаемых объектов, а подходом к их изучению. П. А. Генкель дифференцирует три основных направления: эколого-географическое, систематикоонтогенетическое и филогенетическое. Основным в первом направлении было установление зависимости видового и родового разнообразия низших организмов от эколого-географической специфики условий их местообитания. Руководствуясь этим принципом, Гоби открыл ряд новых видов водорослей, например *Cladosiphon balticum* Gobii (1874 г.). В русле этого направления была выполнена и его докторская диссертация «Флора водорослей Белого моря и прилегающих к нему частей Северного Ледовитого океана», защищенная в 1881 г. Особый интерес представляют исследования Гоби, относимые Генкелем к систематико-онтогенетическому направлению. Автор обстоятельно характеризует их, причем П. А. Генкель высказывает по некоторым, еще и на сегодняшний день нерешенным общебиологическим вопросам ряд оригинальных соображений, что придает книге характер теоретического исследования. Речь идет о принципах дифференцирования новых таксонов низших организмов на основе как онтогенетического, так и эволюционного подходов. В последнем случае речь идет об идее Гоби выделить особый отдел «первообразных» существ — *Protomorpha*, состоящий из четырех классов: *Pseudopodiata*, *Flagellata*, *Ciliata*, *Bacteriata*. Оценивая возможные процессы дифференцирования *Protomorpha* и отмечая, что «к сожалению, это очень рациональное предложение не получило должного развития в науке» (с. 152), автор указывает как на заслуживающие особого внимания идеи Гоби о монофилетическом происхождении грибов от амебообразных организмов, о первичности гетеротрофного питания и др. Позиция автора по названным вопросам сводится к новой трактовке группы «первообразных» организмов с учетом дифференцирования современного живого мира по типу клеточной организации на *Procaryota* и *Eucaryota*. Заслуживает внимания мысль автора о независимом происхождении и развитии этих двух групп организмов, а также о тупике в эволюции *Procaryota*. Однако вызывает возражение, во-первых, исключение миксобактерий из группы *Procaryota* на основании того, что «миксобактерии имеют настоящее оформленное ядро» (с. 70), и, во-вторых, предположение П. А. Генкеля о вторичном — путем упрощения *Eucaryota* — происхождении организмов прокариотной организации, что по существу противоречит его же идее о независимом развитии прокариот и эукариот. Интересна, на наш взгляд, оригинальная трактовка так называемого симбиоза лишайников. Позиция автора по этому вопросу, сформулированная им еще в 1938 г., сводится к признанию формативной сущности этого симбиоза, в связи с чем он и предложил термин «симбиоморфоз», по-видимому, более правильно характеризующий сущность сосуществования лишайниковых симбионтов. Рассматривая далее филогенетическое направление работ ученого, автор отмечает, что именно Гоби осуществил одну из первых попыток создания филогенетической системы всего растительного мира на основе интеграции идей монофилии и полифилии. Разделяя эту мысль Гоби, автор высказывается за необходимость учитывать явления параллелизма и конвергенции при построении филогенетических систем.

Дав оценку научно-организационной, редакторской и популяризаторской деятельности Гоби, автор подробно характеризует научную школу Гоби, ее генезис, структуру и последующее развитие. Это является большим достоинством труда П. А. Генкеля. В ряде случаев заслуги ученых не исчерпываются их непосредственным вкладом в развитие науки. Это в особенности относится к ученым-организаторам, которые создали научные школы и руководили ими. Именно к такой категории ученых относился и Гоби. Он создал школу естествоиспытателей, к числу которых принадлежали В. М. Арциховский, В. С. Бахтин, В. К. Варлих, Н. М. Гайдуков, А. Г. Генкель, М. Д. Гримм, К. Н. Декенбах, Б. Л. Исаченко, К. С. Мережковский, Г. А. Надсон, И. Л. Сербинов, Н. А. Симановский, В. А. Траншель и др. Среди учеников Бекетова и Гоби автор называет также В. Л. Комарова, А. Н. Краснова, Н. И. Кузнецова, а также отмечает, что идеи Гоби оказали несомненное влияние на

С. Н. Виноградского, Д. И. Ивановского, Н. А. Монтеверде и других микробиологов и физиологов растений.

Наиболее значительными достижениями школы Гоби являются получение культуры миксомицетов; уточнение цитологического строения синезеленых организмов и значения сверлящих водорослей в природе (Г. А. Надсон); выделение культуры красных водорослей в лаборатории (К. Н. Декенбах); открытие отрицательного металлотропизма у грибов; описание анатомического строения бурых и багряных водорослей в связи с их местообитанием (А. Г. Генкель); изучение биологии ржавчинных грибов (В. А. Траншель); исследования микрофлоры морей (Б. Л. Исаченко); доказательство наличия хроматической адаптации у водорослей (Н. М. Гайдуков); изучение флоры водорослей Черного и Каспийского морей (К. Н. Декенбах, А. Г. Генкель); изучение гетероталлизма мукоровых (Н. А. Наумов); исследование онтогенеза и филогении хитридиевых грибов (И. Л. Сербинов) и филонекроза водорослей (В. М. Арциховский) и др.

Детальный анализ деятельности учеников и последователей Гоби обогащает труд Генкеля, придает ему характер многопланового исследования, которое демонстрирует преемственность идей и традиций в отечественной биологии.

Книга снабжена справочным аппаратом: перечнем основных дат жизни и деятельности Х. Я. Гоби, списком его трудов и работ о нем, именным указателем. Вызывает, однако, недоумение слишком обобщенное оглавление, в котором почему-то не отражены заглавия выделенных в тексте разделов. Обнаружено небольшое число опечаток и некоторых неточностей: вместо «К. В. Манойленко» напечатано «К. Ф. Манойленко» (с. 16), вместо «однопокровных» — «однокровных» (с. 79), вместо «зигоспоры» — «загоспоры» (с. 128), вместо Карского моря названо Каспийское (с. 124, примечание). Эти мелкие погрешности, конечно, ни в какой мере не снижают большого значения книги, написанной с исключительной обстоятельностью и на высоком научном уровне. Несомненно, автор провел большую работу, отечественная историография науки пополнилась ценным трудом.

В. Н. Гутина.

Институт истории
естествознания и техники АН СССР,
Москва.

Получено 14 III 1977.

УДК 019.941 : 581.9

В. В. Петров. Из жизни зеленого мира. Пособие для учащихся. М., «Просвещение», 1975, 160 с.

E. P. MATVEYEVA. *V. V. PETROV.* THE LIFE OF THE GREEN WORLD. TEXTBOOK FOR STUDENTS

Рецензируемая научно-популярная книжка — не единственная у В. В. Петрова. Две другие посвящены миру субтропических растений. Одна из них так и называется «В мире субтропических растений» (1971 г.), другая — «Чудеса наших субтропиков» (1976 г.). Обе книги написаны мастерски и читаются с увлечением. Перед читателем раскрывается сказочный, мало знакомый мир.

Но вот перед нами новая книга, посвященная обычным растениям лесов, лугов, болот, водоемов средней полосы России. Автор явно рассчитывает на то, что читателям знакомы многие из этих растений, но сообщает о них совсем не тривиальные сведения. Жизнь растений рассматривается по временам года, и подмечаются такие внешние признаки и особенности поведения растений, которые наиболее ярко проявляются в определенные сезоны. Так, ивы — провозвестники мартовской весны, привлекают внимание пушисто-желтыми сережками мужских цветков. Весенние приметы на снегу — высыпание семян из шишек ели — в том же месяце. Автор рассказывает о цветущих весной растениях — это орешник, мать-и-мачеха, лесные первоцветы — хохлатка, гусиный лук, волчье лыко. Раскрывается «секрет» разной окраски цветков медуницы (розово-малиновые и синие цветки на одном и том же растении). Описывается жизненный цикл растения-невидимки, которое большую часть жизни проводит под землей в виде корневища и корней и лишь в конце весны показывается над землей в бело-розовом наряде без зеленых листьев. Это Петров крест — растение-паразит.

Отмечается повышенная уязвимость ветреницы дубравной — растение погибает целиком, если даже сорван только цветоносный стебель.

В конце весны пышно цветут луговые травы. Обращают на себя внимание также хвощи и ранневесенние грибы — сморчки, строчки и сморчковая шапочка.

Лето. В разгаре цветения бересклет, пышно цветет рябина, «пылит» сосна, на лугах продолжается цветение трав — свербиги, колокольчиков, смолки и др. В лесу цветут ландыш, седмичник, на болоте забелели плодовые «пуховки» пушицы.

Объясняется происхождение некоторых необычных названий растений, например «соломонова печать» — купена лекарственная, она имеет корневище, для которого характерны вздутия с круглыми вмятинами, похожими на печать. Описываются особенности ряски малой с ее своеобразными плоско-округлыми стеблями, плавающими на поверхности воды и воспринимаемыми как листья.

Сообщается о красном соке бутонов зверобоя, имеющего, как известно, желтые цветки. Интересно рассказано о поведении росянки.

Не забыты и запахи цветков, плодов и даже листьев и древесины.

Осень охарактеризована раскраской листьев, кораллово-красными гроздьями рябины, лесными серьгами бересклета, грибным раздольем. Интересны сведения об ольхе серой с клубеньками на корнях, бактерии которых обогащают почву азотистыми соединениями. Не забыты и лишайники — «барометры» чистоты воздуха, погибающие при его загрязнении, особенно сернистым газом.

Читатель узнает об особенностях сохранения всхожести желудей, о влагоемкости мхов, мореном дубе, ценности кислой ягоды клюквы.

Зима. Автор увлекательно рассказывает о жизни хвоинок, о коре сосны, березы, которая обеспечивает сохранность деревьев от морозов и высыхания.

Невозможно в короткой заметке ни пересказать содержание книги, ни передать своеобразие романтического языка автора. Да мы и не пытались это сделать. Наша задача — обратить внимание на две вышеназванные книги и третью, прорецензированную нами. Читатели получат от них истинное удовлетворение и почерпнут новые сведения. Особенно полезны эти книги учащимся.

Книга написана безукоризненно, замечаний почти нет, если не придираться к мелочам, как, например, на с. 8 сказано: «ива раньше всех встречает весну», а на с. 15 первенцем весны названа мать-и-мачеха; на с. 26 говорится: «колокольчики все время, пока цветут, остаются синими, а фиалки — фиолетовыми», как будто бы они не бывают другой окраски, однако на с. 81 автор пишет о разнообразных формах и расцветке колокольчиков.

И еще одно замечание. Непонятно, почему автор не привел латинских названий растений, как это сделано в другой его книжке «Чудеса наших субтропиков». Думаю, что это результат требования издательства для научно-популярных книг. А жаль, книга от этого теряет часть своего научного значения.

Основное замечание относится не к автору, а тоже к издательству — это неудачные цвета (черно-серо-грязно-синий и зеленый) фона фотографий растений. Некоторые растения или их части показаны крупным планом, что часто искажает представление о них. Например, листья седмичника кажутся непропорционально большими для этого изящного растения. Земляника и ежа сборная показаны на каком-то зловещем фоне. Не похож на себя иван-чай, из-за большого увеличения неправдоподобно выглядит иван-да-марья. Листья ландыша — почти черного цвета, а цветки не фарфорово-белые, а желто-бурые.

Цветные фотографии украшают текст и делают его более доходчивым только в том случае, когда они соответствуют по цвету и пропорции изображаемым объектам. И если невозможно дать хорошие цветные иллюстрации, то лучше напечатать их черно-белыми, но хорошего качества, чтобы можно было безошибочно узнать растение.

Не все цветные фотографии книжки оставляют неприятное впечатление, хотя фон всюду грязных оттенков. Досадно, что великолепный текст сопровождается не очень удачными иллюстрациями. Однако все, что сделано автором, заслуживает всяческого одобрения и благодарности читателей.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 V 1977.

УДК 019.941 : 581.9 (574)

Б. А. Винтерголлер. Редкие растения Казахстана. «Наука», Алма-Ата, 1976. 200 с. с ил. Ц. 1 р. 12 к.

V. V. SENTEMOV. *B. A. VINTERGOLLER.* RARE PLANTS OF KAZAKHSTAN

Книга является первой обобщающей работой по редким и исчезающим видам дикорастущей флоры Казахстана. На основании многолетних личных наблюдений автора в природе во время экспедиционных работ на территории Казахстана даны описания редких растений, относящихся к 83 родам и 40 семействам.

Флора Казахстана богата редкими видами, в ее составе насчитывается более 700 эндемиков (13—14% от всего видового состава флоры), многие из них являются реликтовыми и образуют целые растительные формации. В их числе такие растения, как таволгоцвет Шренка *Spiraeanthus schrenkianus* Maxim., курчавка Мушкетова *Atraphaxis muschketovii* Krassn. — представитель древней нагорно-лесной флоры, один из древнейших реликтов — инкарвиллея семиреченская *Incarvillea semiretschenskia* (B. Fedtsch.) Griersen. Только в Казахстане произрастают такие редкие виды, как *Calophaca howenii* Schrenk, *Lepidolopha karatavica* Pavl., *Jurinea robusta* Schrenk, *Rubia cretacea* Pojark., *Tulipa regelii* Krassn. и др. Во флоре республики немало лекарственных и других технических растений, заготовки которых достигли промышленных размеров. Это полынь цитварная *Artemisia cina* Berg. ex Poljak., солодка *Glycyrrhiza glabra* L., мыльный корень *Allochrusa tadshikistanica* Schischk., маралий корень *Rhaponticum carthamoides* Iljin.

Многие из редких и реликтовых растений Казахстана до сих пор не изучены, и их описания не включены в рассматриваемую книгу. Между тем изучение биологии, ареалов, охрана таких растений приобретают особо важное для Казахстана значение, так как широко развернувшиеся работы по строительству новых городов, освоение обширных пустынных территорий, изменение водного режима рек отрицательно влияют на сохранность дикорастущих растений. Кроме того, в результате промышленного использования видов с ограниченным ареалом уничтожаются ценные сообщества и полезные растения оказываются под угрозой исчезновения. Ежегодно возрастают заготовки цитварной полыни, туркестанского мыльного корня, солодки, тарана дубильного, маральего корня, бадана толстолистного, эфедры хвощевой и др. Редеют заросли декоративных диких растений, особенно вблизи больших городов, в результате неумеренного сбора растений для букетов.

При описании редких и эндемичных растений в книге приведены морфологические, биологические и экологические особенности каждого вида с указанием районов естественного произрастания в Казахстане, хозяйственного значения и возможности использования, указаны пути введения в культуру, даны рекомендации по организации их охраны. Более полно описаны виды, наиболее ценные в хозяйственном отношении, находящиеся в результате бессистемного использования под угрозой исчезновения. Нуждающиеся в охране редкие и исчезающие растения флоры Казахстана подразделены автором на две группы — подлежащие частичной и полной заповедности. Автор рекомендует введение новых редких и эндемичных видов в культуру, создание новых заповедников и заказников для охраны пихтовых, еловых, лиственничных, кедровых лесов, зарослей карликовой березы, горных лугов, уникальных формаций в зоне пустынь, растительности хребта Каратау.

В книге приведены указатели латинских и русских названий семейств, родов и видов растений, а также список литературы, включающий 172 названия.

Книга Б. А. Винтерголлера окажет помощь в организации охраны редких и исчезающих растений Казахстана и будет полезна не только практическим работникам, занимающимся охраной природы, но и учителям биологии, школьникам и всем любителям природы.

В. В. Сентемов.

Ижевский сельскохозяйственный институт.

Получено 18 V 1977.

УДК 019.941.581.9 : 330.115

И. В. Карманова. Математические методы изучения роста и продуктивности растений. «Наука», М., 1976: 1—223

G. S. ROSENBERG. *I. V. KARMANOVA.* MATHEMATICAL METHODS OF STUDYING GROWTH AND PRODUCTIVITY OF PLANTS

Исследование закономерностей изменения роста и продуктивности растений под влиянием фактора времени, окружающей среды и с учетом взаимодействия растений является важной стороной изучения общей структуры и динамики растительного покрова. Рассмотрению этого вопроса посвящена обширная литература. Рецензируемая монография И. В. Кармановой представляет собой еще одну попытку решения данной проблемы с позиции строго формализованных методов. Заметим сразу, что автор сознательно ограничивает объекты исследования многолетними древесными породами, а набор методов — корреляционно-регрессионным анализом, что следовало бы отразить в названии книги.

Структура книги очень проста: она состоит из двух частей, включающих пять глав. Каждая глава делится в свою очередь на разделы. Первая часть «Количественные методы определения роста и продукционной деятельности растений» содержит две главы.

В главе «Характеристики роста и продуктивности растений» И. В. Карманова подробно обсуждает различные показатели роста (вес растений, площадь ассимиляционного аппарата лиственных и хвойных пород, абсолютный и относительный прирост, абсолютная и относительная скорость роста, нетто-ассимиляция, производительность работы листового аппарата). Все эти параметры выражаются через величины прироста (изменения фитомассы растения за некоторый промежуток времени) и площадь листовой поверхности и представляют собой эмпирически найденные закономерности. Автор, имея результаты пятилетних наблюдений над изменением роста *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Larix sibirica*, *L. sukaczewii*, *Acer platanoides* и *Quercus robur*, подробно обсуждает вопрос о связи характеристик роста с общим весом растения и весом его надземных частей. Примечателен вывод о возможности использования только веса надземных частей хвойных растений для определения величины нетто-ассимиляции и относительной скорости роста.

Наличие такого большого числа эмпирически вводимых показателей роста растений свидетельствует о слабом развитии общей теории роста. Действительно, при наличии качественной теории измеряемые характеристики и их связывающие закономерности должны «выплывать» из нее, а не вводиться извне. На сегодняшний день при отсутствии подобной теории сбор фактов и получение простых эмпирических зависимостей являются необходимым этапом биогеоценологического исследования.

Вторая глава «Особенности роста и продукционной деятельности подроста» посвящена рассмотрению влияния на подрост факторов внешней среды, возраста и стадии развития особей. Автор подчеркивает, что полученные в этой главе выводы относятся только к молодым деревьям (до 10 лет) и могут быть неверны для более старых. Фактически вторая глава представляет собой подробную характеристику анализируемого в книге материала. Интересны выводы автора о нетождественности скорости роста и высоты деревьев, нелинейной зависимости ее от жизненности особей.

Вторая часть монографии «Применение корреляционно-регрессионных методов для определения фитомассы растения и связи роста с факторами внешней среды» является наиболее интересной, так как в ней подробно обсуждается используемая автором методика. И. В. Карманова применяет корреляционно-регрессионные методы к двум типам систем. Первые системы характеризуются высокой степенью целостности (определение веса растения по различным морфологическим признакам), вторые — значительно менее целостные системы (вес растения + метеоусловия). Демонстрация возможностей корреляционно-регрессионных методов на этих двух системах позволяет более объективно оценить их положительные и отрицательные стороны.

Арсенал методов третьей главы «Определение фитомассы растений при помощи расчетных методов» и четвертой главы «Связь характеристик роста и продуктивности с метеорологическими факторами» одинаков и достаточно традиционен. Зависимости первых (целостных) систем описаны аллометрическими соотношениями, впервые использованными Д. Гексли. Регрессионный анализ в этом случае не имеет принципиальных трудностей. Было бы интересным видеть в этой монографии сравнение регрессионных аллометрических уравнений, полученных традиционными методами, и с использованием техники А. А. Дюльдина (1973). При той же исходной информации А. А. Дюльдин получает в два раза большую точность аппроксимации исследуемых зависимостей. Кстати, им получены интересные оценки аллометрических отношений и показана их связь с коэффициентом вариации.

В третьей главе И. В. Карманова дает ответ на ряд вопросов, связанных с точностью определения фитомассы различных видов, важностью используемых морфологических параметров, зависимостью точности регрессий от числа наблюдений. Так, с увеличением возраста растений повышается коэффициент корреляции между большинством признаков, лучшими параметрами считаются высота и диаметр ствола.

В четвертой главе корреляционно-регрессионные методы используются для описания зависимости показателей роста от 16 метеорологических факторов (температура воздуха и почвы, влажность воздуха, показатели радиационного режима). Значения метеофакторов рассмотрены в трех видах: суммарные (за исследуемый промежуток времени), средние и индексные (отношение осадков и температуры к среднемесячному дефициту влажности воздуха). Уравнения регрессии составлены для небольших групп параметров (3—4 показателя), что было обусловлено сравнительно малым числом наблюдений. Из текста работы неясно, каким образом выбирались эти группы: использовался ли при этом полный перебор всевозможных сочетаний признаков или они подбирались интуитивно. Группирование признаков на основе больших корреляций и выбор одного из них из такой группы вряд ли можно признать удовлетворительной процедурой оценки существенности переменных. Как показал В. И. Василевич (1975) на примере выявления границ растительного покрова, в пределах одного контура крайние точки могут сильно различаться. То же самое можно сказать и о корреляционных плеядах. Для выбора наиболее информативных для регрессионного анализа метеофакторов имело смысл использовать методику И. Я. Лиепы (1973, 1974 и др.). И. В. Карманова рассмотрела изменение тесноты связи между ростом растений и погодными условиями за вегетационный период на разных стадиях развития растений. Эти процедуры значительно облегчены в работах И. Я. Лиепы. Кроме того, предложенный им метод выделения активных периодов факторов воздействия позволяет вскрывать характер изменения влияния отдельных факторов как в течение вегетационного периода, так и в пределах всего онтогенеза.

Основной вывод по этим двум главам можно сделать следующий: корреляционно-регрессионный метод позволяет получить ряд зависимостей параметров роста и продуктивности от морфологических и метеорологических переменных, однако экстраполяция этих результатов на другие объекты или районы вряд ли целесообразна. Таким образом, в данной ситуации важна сама методика обработки информации и получения «обозримого» результата.

Последняя пятая глава «Аналитические зависимости, характеризующие рост, продуктивность и взаимоотношения между растениями» представляет собой экскурс в строющуюся общую теорию роста. В этой главе автор конспективно рассматривает некоторые детерминированные модели роста объектов и взаимоотношения между ними (логистический закон, законы В. Вольтерра, Г. Ф. Гаузе и др.). Приходится сожалеть, что, имея такой богатый материал, автор не осуществил проверку этих закономерностей и идентификацию параметров моделей. Более подробный обзор подобных моделей можно найти в книгах Ю. М. Свирежева и Е. Я. Елизарова (1972) и Дж. М. Смита (1976). При перечислении различных типов моделей И. В. Карманова не рассматривает важного класса вероятностных моделей. Учитывая, что наши знания об экосистемах пока достаточно малы, более целесообразно рассматривать не детерминированные, а вероятностные постановки задач.

В заключение следует отметить, что издательством «Наука» опубликована ценная книга, отражающая развитие статистических методов в фитоценологии и широкое внедрение ЭВМ в геоботаническую практику.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1975). Выявление границ в растительном покрове. Бюлл. МОИП, отд. биологич., 80, 3. — Дюльдин А. А. (1973). Коэффициент вариации и аллометрия. Экология, 6. — Лиепа И. Я. (1973). К оценке математической модели. Уч. зап. Латв. гос. унив., 181. — Лиепа И. Я. (1974). Новая методика выделения активных периодов факторов воздействия. В кн.: Количественные методы анализа растительности. Уфа. — Свирежев Ю. М., Е. Я. Елизаров. (1972). Математическое моделирование биологических систем. В кн.: Проблемы космической биологии, 20. — Смит Дж. М. (1976). Модели в экологии.

Г. С. Розенберг.

Институт биологии
Башкирского филиала АН СССР,
Уфа.

Получено 23 VI 1977.

ХРОНИКА

УДК (093.32) 501.543 : 0613

ФИТОФЕНОЛОГИЯ НА XII МЕЖДУНАРОДНОМ БОТАНИЧЕСКОМ КОНГРЕССЕ

G. E. SHOULZ. PHYTOPHENOLOGY AT THE XII INTERNATIONAL BOTANICAL CONGRESS

Дифференциация ботаники и развитие ряда ее разделов проявились за последние годы в заметном росте учения о сезонной ритмике растений. На XII Международном ботаническом конгрессе впервые этому вопросу было посвящено специальное заседание в рамках секции экологической ботаники (организатор Л. Е. Родин). Оно прошло под председательством д-ра М. Монастери, научного сотрудника Института Анд (Венесуэла). Организатором заседания был автор этих строк, секретарем — С. В. Щеголева. На заседании присутствовало около 90 человек, были зачитаны 12 докладов (6 — советскими ботаниками и 6 — зарубежными). Кроме этого, опубликованы краткие сообщения «Тезисов докладов, представленных XII Международному ботаническому конгрессу 3—10 июля 1975» (2 тт. Л., «Наука», 1975). Доклады по фенологии низших споровых были заслушаны на фикологической и микологической секциях конгресса.

Всего в материалах конгресса было 56 работ фитофенологического содержания (см. список в конце статьи). Из них 30 докладов советских ботаников и 26 — зарубежных. Вырос интерес к фитофенологии в США. Из этой страны поступило 10 докладов. Столько же представили все страны Западной Европы (Франция, Австрия, Бельгия, Греция, Италия, Швейцария и Югославия), по два доклада — Канада и Япония. Знаменательно поступление нескольких докладов из тропических стран (Куба, Венесуэла).

Представленные на конгрессе доклады по фитофенологии не отразили всех ее современных направлений, однако они выявили ряд тенденций ее развития.

Возникли принципиально новые методы регистрации сезонного состояния растительности. **Т. А. Попова, А. С. Шуляк** и **Н. Д. Рождественская** (СССР), **Дж. Эндерсон, М. Эшли** и др. (J. Anderson, M. Ashley, США) сообщили о дистанционных методах учета с орбитальных ракет сезонного состояния природы. Однако дистанционные съемки с последующим дешифрированием снимков приурочены обычно к коротким этапам сезонной динамики растительности, поэтому при проведении всех видов дистанционных наблюдений крайне необходимы справочные данные о фенологической обстановке в исследуемых районах.

Использование современных специально оборудованных научных судов для океанологических исследований позволило расширить систематическое изучение сезонной динамики фитопланктона вплоть до акваторий открытых океанов. Доклады на эту тему представили советские ученые: **В. В. Зернова, П. В. Колмаков, З. А. Таранкова** и японские: **С. Нагасава** и **Р. Марумо** (C. Nagasawa, R. Marumo).

Для советской фенологии характерно тяготение к методологическим вопросам. В докладах **Н. Е. Булыгина, И. Я. Лиепы, Н. Г. Харина** и **С. В. Щеголевой** даны примеры использования современных математических методов для решения географо- и экологофенологических задач. С новыми методами прогнозирования сроков наступления сезонных явлений участников конгресса познакомил **А. С. Подольский. Н. Г. Харин** изложил принципы популяционно-статистического (интегрального) метода в фенологии, разрабатываемого В. А. Батмановым и его учениками (Свердловск).

Ряд докладов был посвящен сезонной динамике отдельных видов растений или их групп. О фенологии древесных растений сообщили **В. А. Афанасьев** и **А. А. Рихтер** (СССР) и **М. Попович** (M. Popovich, Югославия); о фенологии зерновых — **З. Д. Баранникова** (СССР), луговых злаков — **А. Абузахем** и **П. Жакар** (A. Abouzakhem, P. Jacquard, Франция); отдельных видов синезеленых водорослей — **С. Нагасава** и **Р. Марумо**; агариковых грибов — **М. И. Беглянова, Л. Н. Васильева** и **М. И. Назарова** (СССР).

Одним из основных направлений современной фитофенологии является изучение сезонной динамики фитоценозов и экосистем. Около половины фитофенологических докладов было посвящено этой проблеме. Советские ботаники представили серию докладов по фенологии различных зональных типов растительности: **Ю. П. Кожевников** — по субарктическим фитоценозам Чукотского полуострова, **И. Н. Елагин** — по сосновым лесам, **Б. П. Степанов** — по неморальным лесам Приморья, **Г. С. Малышева** — по реликтовым лесам Кавказа, **С. Н. Зиман** — по украинским степям. Несколько авторов представили материалы по фенологии горных типов растительности: **П. Л. Горчаковский** и **С. Г. Шиятов** — по Уралу, **В. Е. Восканян** — по Кавказу, **И. В. Бережной** — по Карпатам.

Для советской геоботаники характерно изучение экологии важнейших зональных феноритмотипов. Это направление отражено в докладах **А. Т. Рахманиной** по Субарктике, **Т. К. Горышиной** — по лесостепи, **Л. Е. Марковой** — по эфемерам пустыни.

Сообщение **Л. Т. Бархема** (L. Burcham, США) о калифорнийских эфеметумах перекликается с советскими работами по эфемеровой растительности Средней Азии.

Из 6 докладов зарубежных ученых по фенологии фитоценозов 5 посвящены тропическим типам растительности. Это доклады **Т. Крота** и **Р. Фостера** (T. Croat, R. Foster, США), **Дж. Квинна и К. Ходкинсона** (J. Quinn, K. Hodkinson, США и Австралия), **О. Муньица** (O. Muniz, Куба) и **М. Монастерио** (M. Monasterio, Венесуэла).

Квинн и Ходкинсон описали фенологию злаковников из *Danthonia caespitosa* в Австралии. Остальные 4 работы посвящены разным типам растительности центральной и тропической частей Южной Америки. В богато иллюстрированном докладе М. Монастерио был дан обзор основных феноритмотипов в растительных поясах тропических Анд. Подробно охарактеризованы оригинальные феноритмотипы высокогорного пояса парамос. Доклад Крота содержал сведения о фенологии тропических типов растительности Панамы. Было отмечено, что исследования по фенологии тропиков находятся еще в периоде первичного накопления фактов. Выявлен ряд оригинальных феноритмотипов. Описаны виды с разнообразными аритмическими вегетативными и генеративными циклами. Выявлены разнообразные по генеративным циклам виды: бициклические, многолетние монокарпики, поликарпики с многолетними генеративными циклами, с многолетними периодами созревания плодов и ряд других. Отмечено, что одни виды активны во влажный сезон, другие — в сухой.

Кубинский ботаник О. Муньиц предложил классификацию тропических растений по их фенологии. В ней сезонно фиксированным фазам развития растений противопоставляются фазы, не связанные с определенными сезонами года, а фазам, определяемым генетически, — фазы, обусловленные экологически. Изучение различных типов онтогенеза тропических растений и тропических типов растительности — это одно из основных направлений внеевропейской зарубежной фитофенологии.

Исследование феноритмотипов ставит проблему их происхождения и эволюции. Эти вопросы обсуждались в докладах **Л. Е. Марковой, Б. П. Степанова** (СССР) и **Л. Бархема.** Около 25% всех представленных конгрессу фитофенологических работ были посвящены споровым растениям. В докладах **Т. И. Алексахиной** (СССР) и **А. Ватанабе** (A. Watanabe, Япония) анализируется сезонная динамика водорослевых синузий в лесных почвах. **М. И. Беглянова, Л. Н. Васильева** и **М. М. Назарова** (СССР) осветили динамику грибных, а **А. Вирцо де Санто** и **А. Альфани** (A. Virzo de Santo, A. Alfany, Италия) — бактериальных деструкторов в лесных экосистемах.

Все глубже изучается сезонная динамика морских и пресноводных водорослевых синузий. Это показали доклады **Г. И. Поповской** (СССР), **Дж. Сноу, Н. Егер** (G. Snow, N. Jaeger, США) и **Т. Симонса** (T. Symons, Бельгия).

Меньше было представлено работ по географической изменчивости сроков наступления сезонных явлений. Наиболее серьезным докладом такого рода было сообщение **Ф. Жаннере** и **Х. Ваннера** (F. Jeanneret, H. Wanner, Швейцария) о фенологическом трансекте через Альпы. Была выявлена сложность причин, определяющих разные сроки сезонного развития растений на отдельных отрезках трансекта. Советскую феноролого-географическую школу представляла **С. В. Щеголева**. Основываясь на дифференциальной фенологии зональных индикационных видов растений, она осветила особенности сезонной динамики природы в разных провинциях Восточно-Европейской равнины. **Г. Э. Шульц** (СССР) в докладе о системе фенологических сезонов внетропической Евразии обобщил данные по периодизации годичного круга природы от границ субтропиков до Арктики. Сведения по меридиональной изменчивости фенологии растений украинских степей сообщила **С. Н. Зиман** (СССР).

На конгрессе были представлены также эколого-фенологические работы о факторах, определяющих сроки наступления фенофаз у растений. Советскому ученому И. Я. Лиепе принадлежит методическая работа по выявлению активных периодов воздействия экологических факторов.

Результаты ряда экспериментов, выполненных в фитотронах, представили советские исследователи **З. Д. Баранникова, Р. С. Лимарь, В. И. Разумов** и французский эколог **Ф. Блондон** (F. Blondon). Баранникова уточнила значение традиционных термических показателей — пороговых и оптимальных значений температуры среды в сезонном развитии хлебных злаков, а Лимарь, Разумов и Блондон изучали взаимодействие термического и радиационного режимов.

Внимание экофенологов привлекали некоторые частные проявления термического режима. В нескольких докладах (**Л. Е. Маркова, А. А. Рихтер**, СССР; **E. Bazzaz**, США) освещено влияние зимнего термического режима на развитие растений в южных районах умеренной зоны с «вегетативными» зимами. В ряде других работ (**В. Е. Васканян,** СССР; **W. Larcher**, Австрия; **P. Salisbury,** США) содержались сведения о подснежном развитии растений, особенно четко проявляющемся у растений высокогорий.

Ряд докладов касался влияния радиационного режима на сезонное развитие растений. В интересной экспериментальной работе **Н. Маргарис** (N. Margaris, Греция) показал, что резкий сезонный диморфизм, наблюдаемый у многих представителей средиземноморской фриганы, является результатом изменения длины суточных фотопериодов при переходе от лета к зиме. В СССР на Памире ведется углубленное изучение воздействия ультрафиолетовой радиации на растения (Д. Толибеков и др.). Например, установлено, что она задерживает развитие хлебных злаков. Имеются попытки связать многолетние колебания изменчивости сезонных процессов растений с циклическими флюктуациями солнечной активности — доклады **В. А. Афанасьева** и **Н. Е. Булыгина** (СССР); **Ф. Ардре** (F. Ardré, Франция).

Помимо абиотических, на ход сезонного развития оказывают влияние и биотические факторы. В. А. Афанасьев сравнивал сезонное развитие лиственниц при одиночном стоянии и в сомкнутом насаждении; П. Жакар — развитие луговых злаков в сообществе и вне его. Оба констатировали, что в сомкнутом сообществе растения заметно отставали в сезонном развитии по сравнению с выращенными вне его.

Эколого-фенологические доклады свидетельствуют, что неизменных экологических показателей, свойственных видам или сортам растений, не существует. Эти показатели меняются и по ходу онтогенеза растения, и с изменением экологического фона, т. е. комплекса сопутствующих экологических факторов. Этот вывод относится и к пороговым и оптимальным показателям температурного режима. Особенно убедительны в этом плане опыты, выполненные в фитотронах.

Подведем итоги. Советские фитофенологические работы, восходящие своими традициями к трудам В. Н. Сукачева, А. П. Шенникова, В. В. Алехина, Е. М. Лавренко, И. Г. Серебрякова, отличаются большой зрелостью, широкой разработкой отдельных направлений фенологии, более глубокими исследованиями проблемы феноритмотипов, более широким охватом фенологии растительности северных природных зон Евразии, особенно Арктики. Зарубежная фитофенология развивается по путям, близким к отечественным. В области разработки дистанционных методов с использованием орбитальных ракет ботаники СССР и США работают примерно на одном техническом уровне, превосходя все другие страны мира.

Вместе с тем имеются отдельные проблемы, которые исследованы лучше за рубежом. Так, в странах Центральной Европы результатом изучения географо-экологических аспектов горной фенологии явились подробные крупномасштабные фенологические карты, представляющие большое хозяйственное значение. За рубежом хорошо развита тропическая фенология. Она значительно обогащает наши знания о путях адаптации растений к сезонной динамике среды. Задача советских ботаников, используя научные связи с тропическими странами, принимать участие в разработке этого перспективного направления фитофенологии.

Выступления советских и зарубежных фитофенологов отчетливо продемонстрировали место и значение фитофенологии в современной системе ботанических наук и возможности ее использования в народном хозяйстве. Если еще не так давно фитофенология привлекала внимание лишь как метод индикации оптимальных сроков проведения традиционных сезонных работ в сельском и лесном хозяйстве, то теперь ее использование стало значительно шире. Фенологические сведения являются обязательным элементом моделирования природных экосистем, служащим теоретической основой рационального использования природных ресурсов и их охраны. В связи с этим наряду с фенологией растений-продуцентов все большее значение приобретает фенология всех видов деструкторов. В хозяйственную деятельность все больше вовлекаются ресурсы морей и океанов; все актуальнее становится изучение пелагических и океанических экосистем с оригинальной фенологией их компонентов.

Наряду с этим возрастает индикационное значение фитофенологии в ряде отраслей науки и практики. Важнейшей в настоящее время является индикация оптимальных сроков изучения поверхности Земли с летательных аппаратов и космических ракет. Общепризнано значение многолетних фенологических рядов как индикаторов вековых и более мелких колебаний климата и как одного из элементов при построении теорий внутрисезонных и многолетних прогнозов погоды.

Очень важное значение имело на конгрессе личное общение фитофенологов разных стран. Выяснилось, что взаимная осведомленность о работах, проводимых в разных странах, недостаточна. Логическим выводом из этого стало принятие Конгрессом 14 пункта своей резолюции, который «рекомендует создать рабочую группу в рамках Международного союза биологических наук для координации методов фенологических исследований в разных странах мира и расширения обмена информацией среди ученых, занимающихся проблемами сезонной ритмики растений».

СПИСОК ДОКЛАДОВ И РЕФЕРАТОВ ПО ФИТОФЕНОЛОГИИ, ПРЕДСТАВЛЕННЫХ XII МЕЖДУНАРОДНОМУ БОТАНИЧЕСКОМУ КОНГРЕССУ

1) По высшим растениям

Афанасьев В. А. (Камчатск, лесн. опытн. ст., Петропавловск-на-Камчатке). Ритмы сезонного прироста в высоту лиственницы курильской на Камчатке, связь с метеофакторами и солнечной активностью.

Баранникова З. Д. (С-х инст., Ленинград—Пушкин). Температурные условия онтогенеза злаков.

Бережной И. В. (Львовск. гос. унив.). Сезонная ритмика луговых и кустарничковых ценозов Украинских Карпат.

* Булыгин Н. Е. (Ленингр. лесотехнич. академия). Тенденция и цикличность в вековых фенологических рядах.[1]

Восканян В. Е. (Бот. инст. АН АрмССР, Ереван). Экологические особенности растений альпийского пояса горы Арагац.

Горчаковский П. Л., С. Г. Шиятов (Инст. экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск). Фитоиндикация условий среды в высокогорьях.

Горышина Т. К. (Ленингр. гос. унив.). Экологические исследования травяного покрова лесостепных дубрав.

* Елагин И. Н. (Инст. леса и древесины СО АН СССР, Красноярск). Фенология сосновых лесов СССР.

* Зиман С. Н. (Инст. ботаники АН УССР, Киев). Особенности сезонного развития степных растений Донбасса.

Кожевников Ю. П. (Инст. проблем Севера АН СССР, Магадан). Некоторые закономерности распространения растений по ландшафтам Чукотки.

Лиепа И. Я. (Латвийск. гос. унив., Рига). Экспериментально-математический метод выделения активных периодов воздействия экологических факторов.

Лимарь Р. С., Разумов В. И. (Всес. Инст. растениеводства, Ленинград). Изменение фотопериодической чувствительности длиннодневных растений под влиянием температуры ночи.

Малышева Г. С. (Бот. инст. АН СССР, Ленинград). Сезонное развитие горных лесов Северо-Западного Кавказа.

Маркова Л. Е. (Инст. ботаники АН УзбССР, Ташкент). Транспирация зимневегетирующих растений Средней Азии.

Подольский А. С. (С-х инст., Курск). Изучение биоценозов и интродукция растений с помощью нового метода фенологических прогнозов и биоклиматических оценок.

Попова Т. А. (Лаборатория аэрометодов Министерства геологии СССР, Ленинград). Новые методы дистанционных исследований — средство изучения растительного покрова.

Рахманина А. Т. (Бот. инст. АН СССР, Ленинград). Водный режим растений Субарктики.

Рихтер А. А. (Никитск. бот. сад, Ялта). Влияние термических факторов на развитие генеративных почек миндаля (*Amygdalus communis*) в зимний период.

* Степанов Б. П. (Пед. инст. им. В. И. Ленина, Москва). Эволюция ритмов сезонного развития некоторых растений древних неморальных формаций Южного Приморья.

Толибеков Д., А. Мамадризохонов, М. Миргасиев, Г. Гульмамедов, О. Акназаров. Памирск. биолог. инст. АН ТаджССР, Хорог). Возможные причины морфогенетического действия высокогорной ультрафиолетовой радиации.

* Харин Н. Г. (Инст. пустынь АН ТуркмССР, Ашхабад). Математические методы в фенологии.

* Шульц Г. Э. (Геогр. общ. СССР, Ленинград). Система фенологических сезонов внетропической Евразии.

Шуляк А. С., Н. Д. Рождественская. (Моск. гос. унив.). Анализ сезонных изменений растительности по результатам дешифрирования телевизионных космических снимков (на примере территории Нижнего Амура).

Щеголева С. В. (Бот. инст. АН СССР, Ленинград). Биометрический анализ фенологической информации.

Abouzakhem A., P. Jacquard. (Centre d'Etudes phytosoc. et écologiques, BP 5051. Montpellier, France). Seasonal rhytms of grouwth of some *Gramineae.*

Anderson J. H. (Inst. Arct. Biology Alaska, USA). Vegetation mapping in Alaska using Earth Resources Technology Satellite imagery.

Ashley M. D., J. Rea, B. Dethier. (Univ. Main, Orono, USA). Phenological correlations from satellite sensors.

Bazzaz E. A., D. L. Regehr. (Univ. Illinois, Urbana, USA). On the adaptive strategies of winter annuals.

Blondon F. (Lab. Phytotron CNRS, 91190 Gif-sur-Yvette, France). A new conception for the action of the extremal factors, responsible for floral induction.

Burcham L. T. (Sacramento, Calif., USA). Composition, structure and history of California annual grassland.

Cavers P. B. (Univ. West Ontario, London, Canada). The timing of germination, its impact on the structure and dynamics of coenopopulations.

* Croat Th. B. (Missouri Botan. Garden, 2315 Tower grove, St. Louis, Missouri, 63110, USA). Phenological behavior of habit and habitat classes on Barro Colorado island (Panama canal zonne).

Foster R. B. (Univ. Chicago, Dept. Biology, Chicago, Jllinois, 60637, USA). The role of semelparous trees in tropical forest structure.

Jackard P. (Centre d'Études phytosoc. et écologiques, BP 5051. Montpellier, France). Density effect on morphogenesis and production of *Bromus erectus.*

Jeanneret F., H. Wanner. (Geogr. Inst. Univ. Bern. Switzerland). Topography and Phenology in a cross section through Switzerland and the Alps.

---

[1] Звездочкой отмечены доклады, прочитанные 7 VII 1975 на секционном заседании по сезонной ритмике растений XII Международного ботанического конгресса.

Larcher W. (Inst. Allgem. Botanik, Univ. Innsbruck, Austria). Adaptation of plants to extreme temperatures by metabolichomoiostasys, resistance adjustment and life cycle timing.

* Margaris N. S. (Univ. Athens, Inst. gener. Botany. Panepistimiopolis, Athens, 621, Greece). Photoperiodic control of the seasonal dimorphism in phryganic species.

* Monasterio M. (Univ. de Andes, Fac. Ciencias, Venezuela). Phenological studies in lowland and high altitude tropical american plant communities.

* Muniz O. (Inst. Bot. Acad. Science. Cuba. La Habana). Proposition of a classification for phenology.

* Popovich M. (Inst. Biology, Belgrad, Yugoslavia). Growth and development of separate stems of *Pinus mugo* Turr.

* Quinn J. A., K. C. Hodkinson. (Rutgers Univ., Dept. Bot., New Brunswick, N. Y. USA and CSIRO, Riverina Lab., Deniliquin, NSW Australia). Temperature responses and seasonal rhytms of *Danthonia caespitosa* populations.

Salisbury P. B. (Utah State Univ. Plant. sci. Dept. Logan, Utah, 84322, USA). The active growth of plants under snow.

2) По водорослям, грибам, бактериям

Алексахина Т. И. (Лаборатория лесоведения АН СССР, Москва). Некоторые факторы, определяющие развитие почвенных водорослей в лесных фитоценозах.

Беглянова М. И. (Красноярск. пед. инст.). Плодоношение (фенология) агариковых грибов в условиях южной части Красноярского края.

Васильева Л. Н., М. М. Назарова (Биол.-поч. инст., Владивосток). Закономерности развития агариковых грибов в лесных экосистемах Приморского края.

Зернова В. В. (Инст. океанологии АН СССР, Москва). Сезонные изменения тропического фитопланктона.

Колмаков П. В., З. А. Таранкова (Инст. биологии моря, ДНЦ АН СССР, Владивосток). Сезонные изменения потенциального фотосинтеза морских зеленых водорослей.

Поповская Г. И. (Лимнолог. инст. СО АН СССР, пос. Листвянка, Иркутск. обл.). Планктонные водоросли озера Байкал.

Ardre E. (Museum, Paris, France). Possible grounds for marine vegetation variations in Times.

Chapman A. R. O. (Dept. Biology Dalhousie Univ., Halifax, New Scotia, Canada). Correlated observations on season, growth, assimilation and nutrient status in *Laminaria longicruris*.

Laursen G. A., K. Orser, Miller Jr. (Virgin Polytechn. Inst. and State Univ. Blacksburg, Virginia, USA). Seasonal fluctuations of fungal biomass in Alaskan Arctic tundra.

Nagasawa S., R. Marumo. (Ocean Research Inst., Univ. of Tokyo, Japan). Seasonal variation of a blue-green Alga *Trichodesmium* in the Kuroshio water.

Snow G. E., N. Jaeger (Anrews Univ., Berrien Springs, USA). The dynamics of diatom populations in two contrasting rivers in S. W. Michigan, USA.

Symons T. E. (K. U. L. Leuven, Belgium). A deflected development of seasonel changes in the species structure of an algan population.

Virzo de Santo A., A. Alfani (Univ. of Naples, Fac. of Sci. Inst. of Botany, Italy). Seasonal variations of microflora and soil metabolism in two stands of a beech forest of Monte Tabuno (Campania Appenines) in relation to moisture and temperature conditions.

Watanabe A. (Biol. Labor., Seijo Univ., Seijo-cho, Setogaya-Ku, Tokyo, Japan). Nitrogen-fixing blue-green algae in the forests of Japan.

Г. Э. Шульц.

Ленинград.

Получено 26 XII 1975.

УДК 006.3 : 581.3 : 581.526.33

СИМПОЗИУМ «ПРИРОДА, ДИНАМИКА И ГЕНЕЗИС ГРЯДОВО-МОЧАЖИННОГО КОМПЛЕКСА»

(Кириши Ленинградской обл., 13—16 IX 1977)

O. L. KUZNETZOW. SYMPOSIUM «NATURE, DYNAMICS AND GENESIS OF BOG RIDGE-HOLLOW COMPLEX» (KIRISHY, LENINGRAD DISTRICT, 13—16 IX 1977)

В сентябре 1977 г. в г. Кириши Ленинградской обл. и в болотном заказнике «Ширинские мхи» состоялся рабочий симпозиум на тему: «Природа, динамика и генезис грядово-мочажинного комплекса», организованный секцией болотоведения Всесоюзного ботанического общества. На нем обсуждались вопросы о причинах формирования, развития и динамики грядово-мочажинных комплексов на болотах различных типов. В симпозиуме участвовало 37 человек — представители научных и высших учебных заведений Москвы, Ленинграда, Красноярска, Томска, Петрозаводска, Таллина, Тарту, Горького, а также сотрудники ряда болотных станций.

В первые два дня были заслушаны и обсуждены 19 докладов, посвященных наиболее важным сторонам данной проблемы. Во вступительном слове председатель оргкомитета симпозиума **М. С. Боч** (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), Ленинград) подчеркнула большое практическое и теоретическое значение познания природы грядово-мочажинных комплексов болот.

Участников симпозиума приветствовал секретарь Киришского городского комитета КПСС **В. В. Виноградов.** Он познакомил собравшихся с историей и сегодняшним днем города и района, рассказал о перспективах их развития.

Е. А. Галкина (Всесоюзное географическое общество, Ленинград) рассказала об истории исследования болотной системы «Ширинские мхи», которая находится в 5 км к востоку от г. Кириши. Исследования были начаты в 1943 г. Е. А. Галкиной и К. Е. Ивановым; на болотной системе отрабатывали и проверяли аэроназемный метод исследования болот, разработанный Е. А. Галкиной. В 1946 г. здесь была создана болотная станция, существующая и в настоящее время. В исследовании этой болотной системы в разные годы участвовали многие отечественные болотоведы: Е. А. Галкина, К. Е. Иванов, Е. А. Романова, Н. Г. Солоневич, Т. Г. Абрамова, М. С. Боч, Т. К. Юрковская, Р. П. Козлова и др. В настоящее время здесь наряду с работниками станции проводят исследования М. С. Боч с сотрудниками, К. Е. Иванов, Г. Ф. Кузьмин с сотрудниками (ВНИИ торфяной промышленности, Ленинград).

К. Е. Иванов (Ленинградский государственный университет) в докладе «О происхождении грядово-мочажинного комплекса» дал его четкое определение. Под грядово-мочажинным комплексом следует понимать вытянутые и чередующиеся в параллельном направлении повышения и понижения микрорельефа, участки же болот без определенной ориентации элементов микрорельефа нельзя называть грядово-мочажинными. Докладчик остановился на роли различных факторов (климатических, гидрологических, механических, экологических) в формировании и длительном существовании грядово-мочажинных комплексов. Ведущую роль в формировании данных комплексов автор отводит гидрологическим факторам.

М. С. Боч, В. И. Василевич (БИН) в докладе уделили основное внимание временны́м и пространственным сменам растительности в грядово-мочажинных комплексах одного из верховых болот, входящего в систему «Ширинские мхи». Разные типы грядово-мочажинных комплексов сменяют друг друга от центра болота к краю, но даже в пределах одинаковых условий болота растительность соседних мочажин может быть различной.

Г. Ф. Кузьмин, Н. М. Оленская, А. А. Бойко (ВНИИТП, Ленинград), работавшие совместно с М. С. Боч, подробно охарактеризовали микростратиграфию торфяной залежи под участком грядово-мочажинного комплекса. Ими установлено, что на протяжении этого небольшого (~900 м) участка гряды и мочажины имеют разный возраст, расчлененность торфяной залежи под ними или совсем не прослеживается или достигает 2 м и более. Отмечены смещение на 1—4 м краев мочажин к центру болота, т. е. вверх по уклону, и наступление мочажин на гряды; обнаружено также слияние первичных и вторичных мочажин. На основании полученных данных сделан вывод о цикличности в развитии комплексов.

В. А. Фриш, Э. В. Фриш (болотная станция «Вильи горы», Ленинградская обл.) в докладе «Грядово-мочажинный комплекс (ГМК) Ширинских мхов и проблема торфяной тектоники» отметили важную роль грядово-озерковых комплексов в регуляции водного режима верховых болот. Причиной формирования этих комплексов авторы считают выделение газов, образующихся в торфяной залежи. По их гипотезе, скопление газов в залежи приводит к ее разрывам и излияниям внутризалежных вод, в результате чего возникают грядово-озерковые комплексы. Доклад вызвал бурную дискуссию в связи со слабой обоснованностью гипотезы.

Т. К. Юрковская (БИН) остановилась на структуре, пространственной и временно́й динамике растительного покрова грядово-мочажинных и грядово-озерковых комплексов южноприбеломорских и восточноевропейских верховых болот, а также аапа болот. Смены растительного покрова гряд и мочажин не одновременны, растительность гряд более динамична по сравнению с мочажинами.

Т. С. Савельева (Гидрологический институт, Ленинград) в докладе на тему «Грядово-мочажинный комплекс на внутриболотных водосборах» выделила 7 типов внутриболотных водосборов по особенностям распределения водопроводящей сети и водоприемников на массивах, особое внимание обратила на вопросы участия и пространственного размещения грядово-мочажинных комплексов в разных типах внутриболотных водосборов.

Л. Я. Смоляницкий (Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства — ЛНИИЛХ) выступил с сообщением о грядово-мочажинном комплексе и вопросах саморегуляции экосистем. Он уделил большое внимание физиологическим особенностям сфагновых мхов, их устойчивости к разложению. Докладчик считает биохимические особенности сфагновых мхов причиной формирования грядово-мочажинных комплексов. Гряды — это кольцевые зоны повышенного плодородия; здесь лучше происходит рост сфагнов.

М. И. Нейштадт (Институт географии АН СССР, Москва) рассказал об экскурсии по Шотландии, о болотах-плащах, характерных для морского климата, их растительности, стратиграфии и использовании.

Л. Я. Метс (Болотная станция «Тоомэ», ЭССР) в докладе на тему «Некоторые изменения в мочажинах грядово-озеркового комплекса» сообщил о результатах почти двадцатилетних наблюдений за динамикой развития грядово-озерковых комплексов на болотной системе Эндла (Эстония). Одной из важных причин отмирания растений в олиготрофных мочажинах и превращения их в озерки автор считает исчезновение в них кислорода в результате ухудшения стока и повышения уровня воды. Он привел фактический материал, полученный благодаря применению полевого кислородомера, который заслуживает внимания всех болотоведов. Поверхностные слои воды в озерках богаты кислородом, в грядах же кислород имеется и ниже уровня грунтовых вод. Этим объясняется карнизовое нарастание краев гряд на озерках; корни растений гряд направляются к кислороду. Озерки играют важную водорегулирующую роль на верховых болотах. Благодаря их наличию в грядово-озерковых комплексах увеличивается проточность, так как испарение с поверхности только одного озерка составляет 610 мм/год, а с участка грядово-мочажинного комплекса — 410 мм/год.

А. А. Лоопман (Ботанический сад АН ЭССР, Таллин) выступил с сообщением «Взаимодействие между развитым грядово-мочажинным комплексом и стоком». Первостепенное значение в зарождении грядово-мочажинных комплексов он придает переносу и переотложению с фильтрационным стоком мелких растительных остатков, которые, отлагаясь валиками, и дают зачаточные гряды. Расстояние между грядами и их ширина, по мнению автора, обусловлены уклоном.

М. А. Илометс (Институт геологии АН ЭССР, Таллин) сделал доклад «О приросте сфагнов и скорости аккумуляции торфа на верховых болотах». Линейный прирост сфагновых мхов сильно варьирует в зависимости от микрорельефа, увлажненности и других факторов. Прирост торфа на верховых болотах Эстонии составляет 1—3 мм/год. В торф ежегодно аккумулируется от 0.11 до 0.81 г/дм^2 (1.1—8.1 ц/га) органического вещества верховых болот, что составляет от 2 до 21% от годичной продукции (прироста). Докладчик кратко рассказал о строении сфагновых мхов, изучавшихся с помощью сканирующего электронного микроскопа, и продемонстрировал ряд фотоснимков.

Е. А. Романова (Гидрологический институт, Ленинград) выступила с докладом «Грядово-мочажинные комплексы низинных и верховых болот Западной Сибири». Заболоченность западно-сибирской равнины равна 40% (до 70%). Площадь зоны олиготрофных болот на ней составляет 46% по сравнению с другими болотными зонами. На верховых болотах Западной Сибири Е. А. Романова выделяет 4 типа комплексов: 1) грядово-мочажинные, 2) грядово-мочажинно-озерковые, 3) грядово-озерковые и 4) болотно-озерные. Автор показал приуроченность их к различным участкам болотных массивов. На низинных болотах Западной Сибири грядово-мочажинные комплексы предложено разделить на мозаичные и пятнистые. Гряды в них вторичные, расчлененность в залежи прослеживается на 25—75 см.

Д. И. Усова (Гидрологический институт, Ленинград) доложила о стратиграфии торфяных залежей грядово-мочажинных комплексов болот Западной Сибири. При маршрутных исследованиях болот пройдено 900 км, при этом в грядово-мочажинных комплексах параллельно на грядах и в мочажинах заложено 200 скважин. Гряды на 85% сложены верховыми торфами, из них на фускум-торф приходится 36—60%. Расчленение в стратиграфии залежи до 2—2.5 м, иногда достигает дна.

О. Л. Лисс, Н. А. Березина (Московский государственный университет) сделали доклад «Генезис, развитие, взаимоотношение гряд и мочажин в грядово-мочажинных комплексах (на примере болот Западной Сибири)». Авторы выделили три варианта грядово-мочажинных комплексов на верховых болотах: 1) грядово-мелкомочажинный, 2) грядово-среднемочажинный, 3) грядово-крупномочажинный. При развитии грядово-мочажинных комплексов происходит смещение краев гряд и мочажин вверх по уклону поверхности болота.

Ю. А. Львов (Томский государственный университет) в докладе «Развитие грядово-мочажинных комплексов на юге лесной зоны Западной Сибири» сообщил о результатах подробных стратиграфических бурений гряд и мочажин. Скважины закладывали по трансекте через 1 м на двух грядах и в мочажине между ними. Образцы торфа на ботанический состав отбирали через 10 см в глубину. Результаты анализов показали, что гряды и мочажины ритмично сужаются и расширяются, надвигаясь друг на друга, отсюда и граница гряд и мочажин извилистая. Эти циклы повторяются через 1600—

1800 лет. Автором также использованы таблицы Раменского по влажности, и на их основе вычислено изменение влажности в скважинах на границе гряд и мочажин и вычерчены кривые динамики влажности, цикличность которых также составляет 1600—1800 лет.

В. А. Базанов (Томский государственный университет) доложил о закономерностях размещения грядово-мочажинных комплексов в бассейне р. Кеть (Томская обл.). Им перечислены разные типы комплексов, соответствующие разным болотным районам.

Ф. З. Глебов, Л. С. Толейко (Институт леса и древесины СО АН СССР, Красноярск) сделали доклад на тему: «Динамика грядово-мочажинного комплекса по данным спорово-пыльцевого анализа». Применение спорово-пыльцевого анализа и радиоуглеродных датировок позволяет решить многие спорные вопросы по формированию и развитию грядово-мочажинных комплексов. Периоды потепления климата связаны с усилением развития гряд и сокращением доли мочажин. Влажные и прохладные периоды голоцена характеризуются увеличением доли мочажин в комплексах. Различны и скорости торфонакопления в разные периоды.

А. В. Предтеченский (Геолторфразведка, Москва) в докладе «Некоторые особенности формирования выпуклых моховиков центральной части Западной Сибири» показал, какие типы болот встречаются в исследованном регионе и как используется аэрофотосъемка для их изучения.

Многие доклады вызвали большой интерес участников симпозиума и широко обсуждались. В прениях с конкретными предложениями и замечаниями по прослушанным докладам выступили Ф. З. Глебов, К. Е. Иванов, Е. А. Галкина, В. В. Мазинг, О. Л. Лисс, М. И. Нейштадт.

В заключительном слове М. С. Боч отметила высокий уровень всех докладов и применение новых подходов и методов в изучении природы болот.

Два последующих дня симпозиума были посвящены экскурсиям на болотную систему «Ширинские мхи». Участники симпозиума посетили два выпуклых верховых болотных массива, подробно осмотрели грядово-мочажинные и грядово-озерковые комплексы. В ходе экскурсий выяснилось, что близкие по составу растительности грядово-мочажинные комплексы болот Сибири и европейской части СССР значительно отличаются по структуре.

Кроме заседаний и экскурсий, был организован показ слайдов о болотах различных районов страны, а также о растительном мире других стран. Слайды продемонстрировали М. И. Нейштадт, М. С. Боч, О. Л. Лисс, Т. К. Юрковская, Ю. А. Львов, А. Ляэнелайд (Тарту).

Все участники симпозиума отметили его прекрасную организацию, подчеркнули актуальность постановки и обсуждения вопросов о природе и динамике грядово-мочажинных комплексов, а также полезность встреч специалистов из разных регионов и возможность обсуждать вопросы на полевых объектах.

РЕШЕНИЕ СИМПОЗИУМА «ПРИРОДА, ДИНАМИКА И ГЕНЕЗИС ГРЯДОВО-МОЧАЖИННОГО КОМПЛЕКСА»

(КИРИШИ, 13—16 IX 1977)

Симпозиум, организованный секцией болотоведения Всесоюзного ботанического общества, состоялся 13—16 сентября. Он собрал около 40 представителей из академических институтов (Ботанического, Географии, Леса и древесины СО АН СССР, Биологии Карельского филиала АН СССР, Геологии АН ЭССР, Ботанического сада АН ЭССР), Ленинградского, Московского, Тартуского, Томского государственных университетов, Гидрологического института, Северо-Западного и Эстонского управлений Гидрометслужбы, ВНИИ торфяной промышленности, треста «Геолторфразведка», Всесоюзного географического общества и др.

Заслушав и обсудив 19 докладов и приняв участие в двухдневных экскурсиях по болотному заказнику «Ширинские мхи» (Чистый мох), участники симпозиума отмечают:

1. Актуальность созыва симпозиума.
2. Фундаментальный характер проблемы грядово-мочажинного комплекса в современном болотоведении. Она затрагивает коренные вопросы строения, развития и мелиорации болот.
3. Большое значение гидрологического направления в изучении грядово-мочажинного комплекса (формирование гряд и мочажин при распространении болотной растительности поперек фильтрационного потока).
4. Перспективность рассмотрения верховых массивов с позиций структурной геологии (мочажины и озерки приурочены к поясам разломов в торфянике), а также биохимии (распределение масс вещества в соответствии с ролью сфагнумов в механизме саморегуляции болотной экосистемы).
5. Большое значение массива «Ширинские мхи» в Киришском р-не Ленинградской обл. как эталона разностороннего изучения болот Северо-Запада.
6. Многолетнюю положительную роль болотной станции «Вильи горы» Северо-Западного управления Гидрометслужбы СССР в изучении территории «Ширинских мхов» и поддержании на ней режима ландшафтно-гидрологического заказника.
7. Положительный опыт проведения подобных симпозиумов в сочетании с экскурсиями по болотам разных регионов СССР.

Симпозиум рекомендует:

1. Разработать и опубликовать в 1978 г. комплексную программу изучения грядово-мочажинного и грядово-озеркового комплексов с целью развертывания дальнейших работ по этой проблеме.

2. Подготовить к печати монографический сборник работ по «Ширинским мхам», увязав его содержание с вопросами охраны природы.

3. Сочетать стратиграфические исследования торфа с абсолютными датировками палеореконструкций.

4. Учитывать мозаичность строения торфяной залежи под грядово-мочажинным комплексом при научных исследованиях и при разведке и добыче торфа.

5. Подготовить к изданию толковый словарь болотоведческих терминов.

Симпозиум с благодарностью принимает предложение представителя Карельского филиала АН СССР о проведении следующего симпозиума по данной проблеме на аапа-комплексах Карелии.

Участники симпозиума выражают благодарность Киришскому ГК КПСС, советским и хозяйственным организациям г. Кириши за помощь в проведении симпозиума и теплое гостеприимство.

О. Л. Кузнецов.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 21 XI 1977.

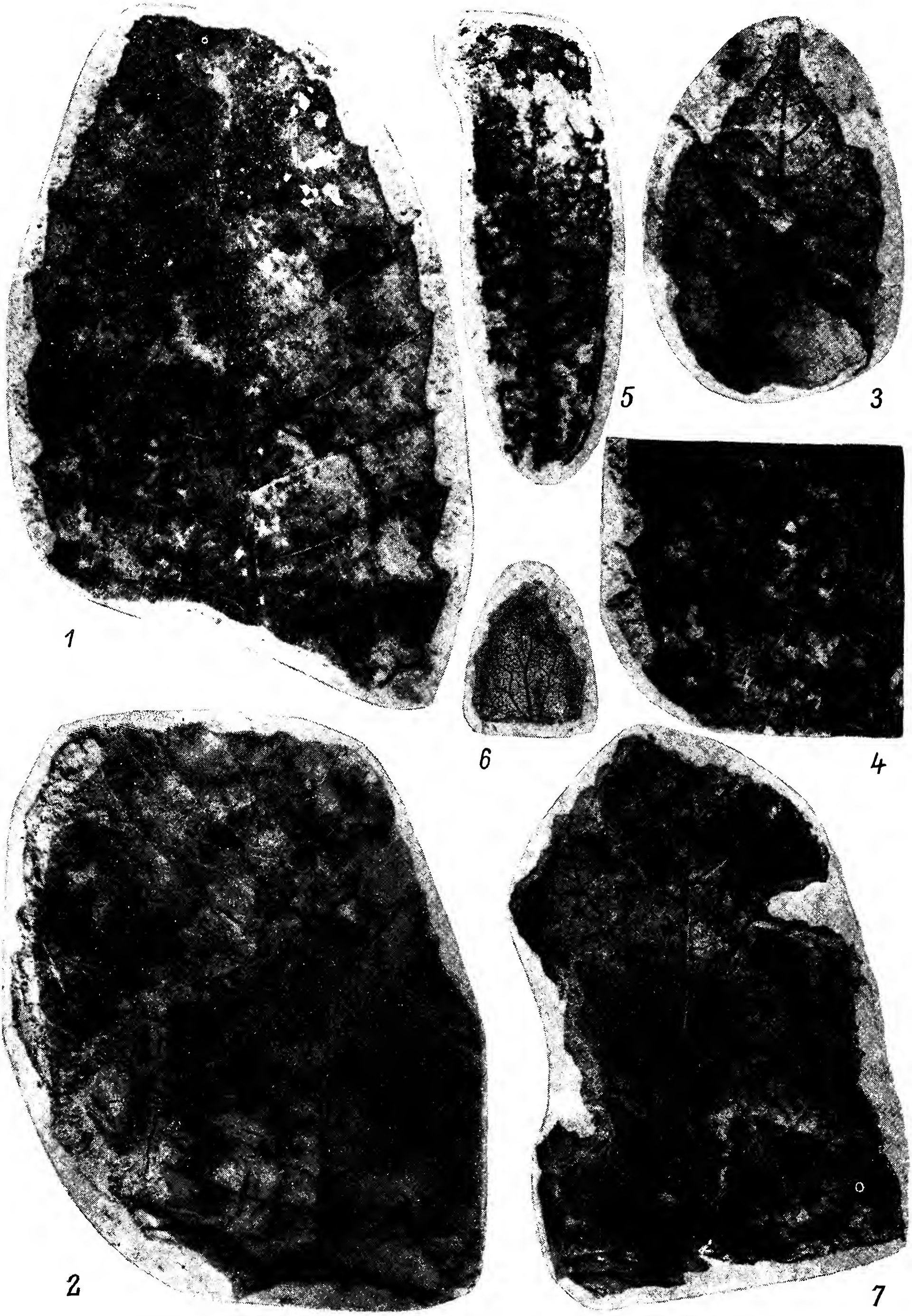


Рис. 3.

1, 4 — *Quercus kubinyi*; *1* — отп. 41, ×2, *4* — его деталь, ×3; *2* — *Alnus cecropiaefolia*, отп. 1, нат. вел.; *3* — *Acer* sp. cf. *A. trilobatum*, отп. 35, нат. вел.; *5* — *Salix varians*, отп. 22, ×2; *6* — *Tilia* sp., прицветник, отп. 11, ×1.5; *7* — *Acer.* aff. *A. tataricum*, отп. 17, нат. вел.

К ст. Э. С. Терёхина, Г. М. Анисимовой, стр. 799

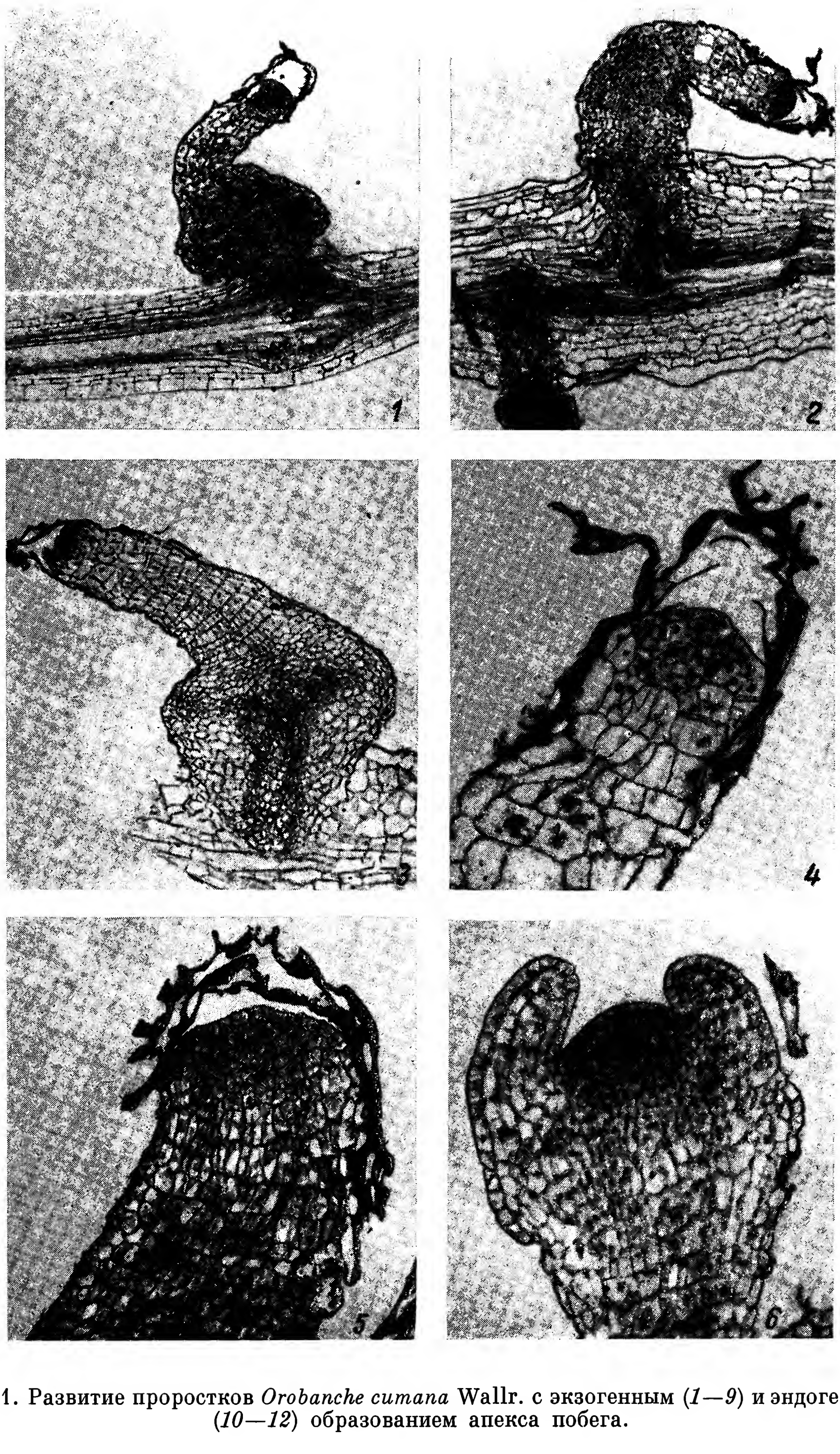


Рис. 1. Развитие проростков *Orobanche cumana* Wallr. с экзогенным (*1—9*) и эндогенным (*10—12*) образованием апекса побега.

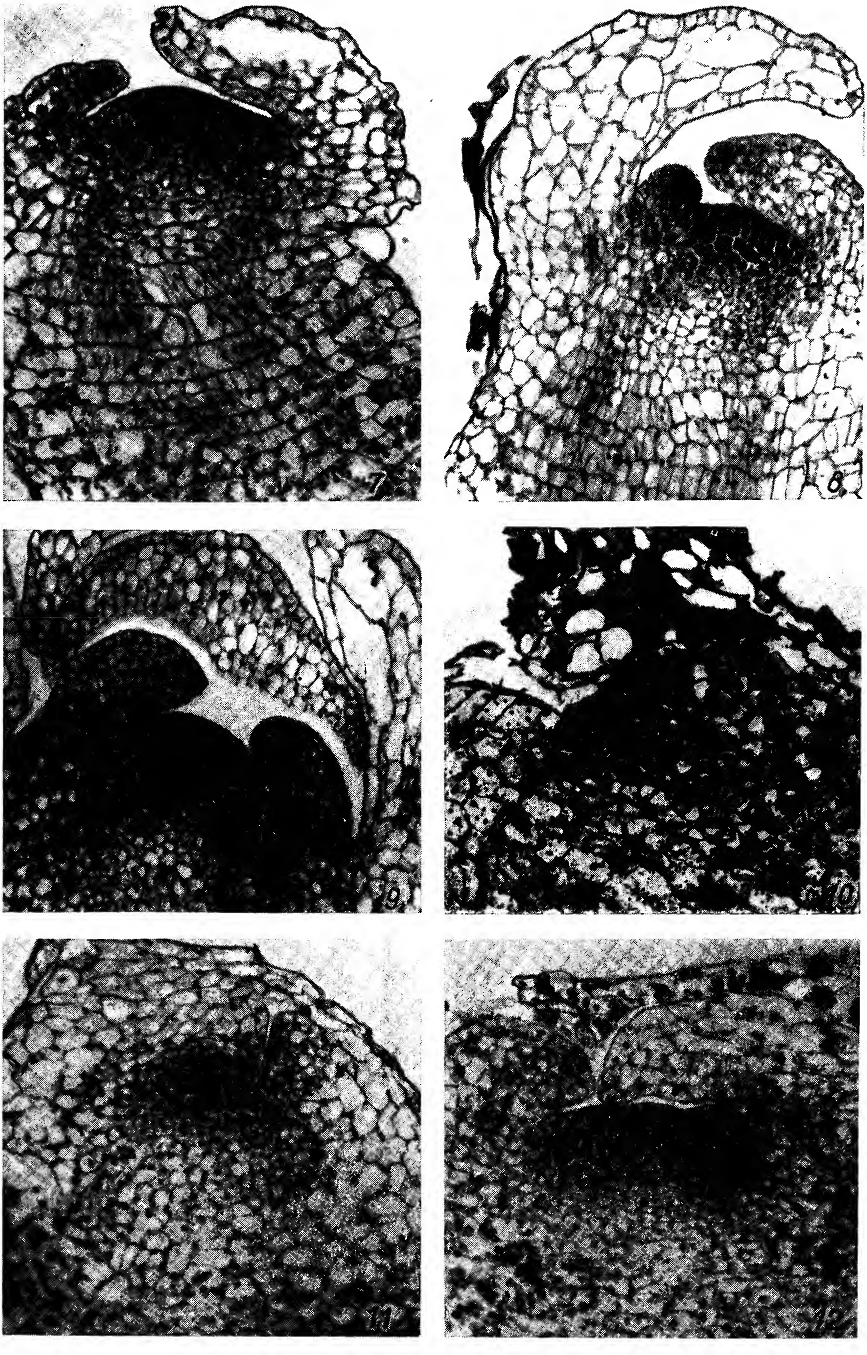


Рис. 1 *(продолжение)*.

К ст. Л. А. Барильской, стр. 806.

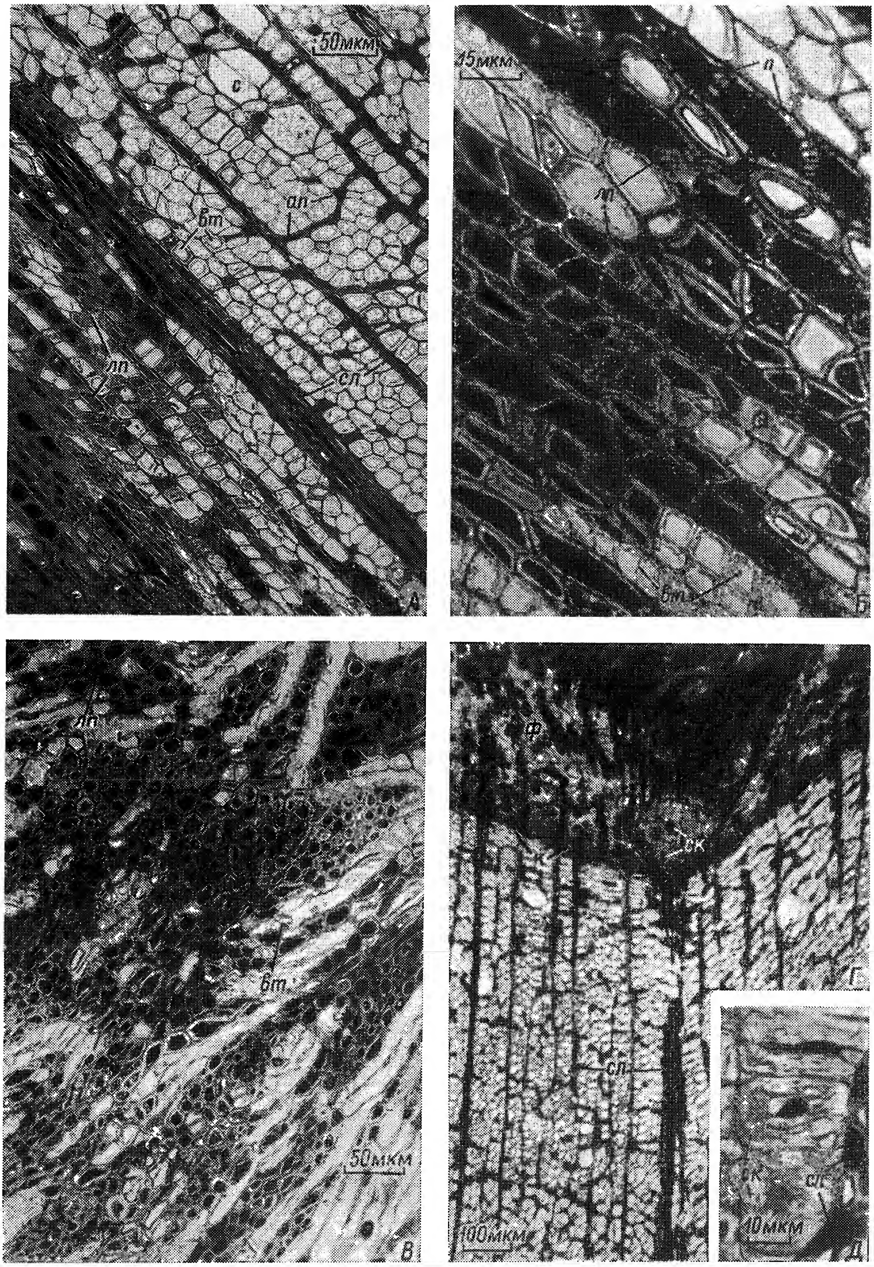


Рис. 1. Строение древесины карельской березы в утолщенных участках ствола (световой микроскоп).

А, *Б* — фрагменты древесины на поперечном срезе; *В* — тангентальный срез древесины; *Г* — прогиб камбия в зоне широкого луча; *Д* — склереиды во флоэме. Глутаральдегид-осмий, эпон.
ап — аксиальная паренхима, *вт* — волокнистая трахеида, *к* — камбий, *лп* — лучевая паренхима, *п* — пора, *с* — сосуд, *ск* — склереида, *сл* — сердцевинный луч, *ф* — флоэма.

К стр. 806

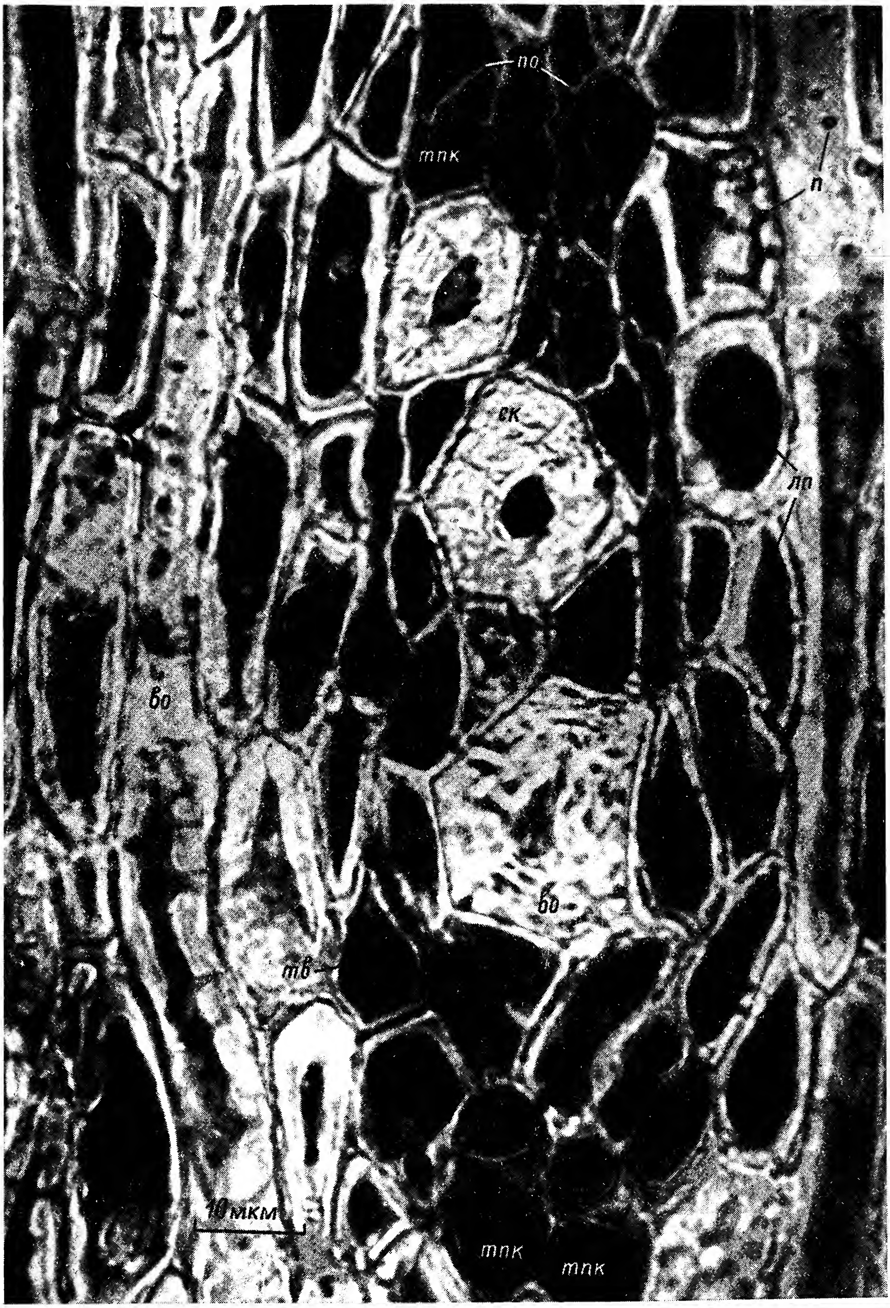


Рис. 2. Состав аномального участка луча (тангентальный срез, световой микроскоп). Глутаральдегид-осмий, эпон.

во — вторичная оболочка, *по* — первичная оболочка, *тв* — танинононосная вакуоль, *тпк* — тонкостенная паренхимная клетка.
Остальные обозначения, как на рис. 1.

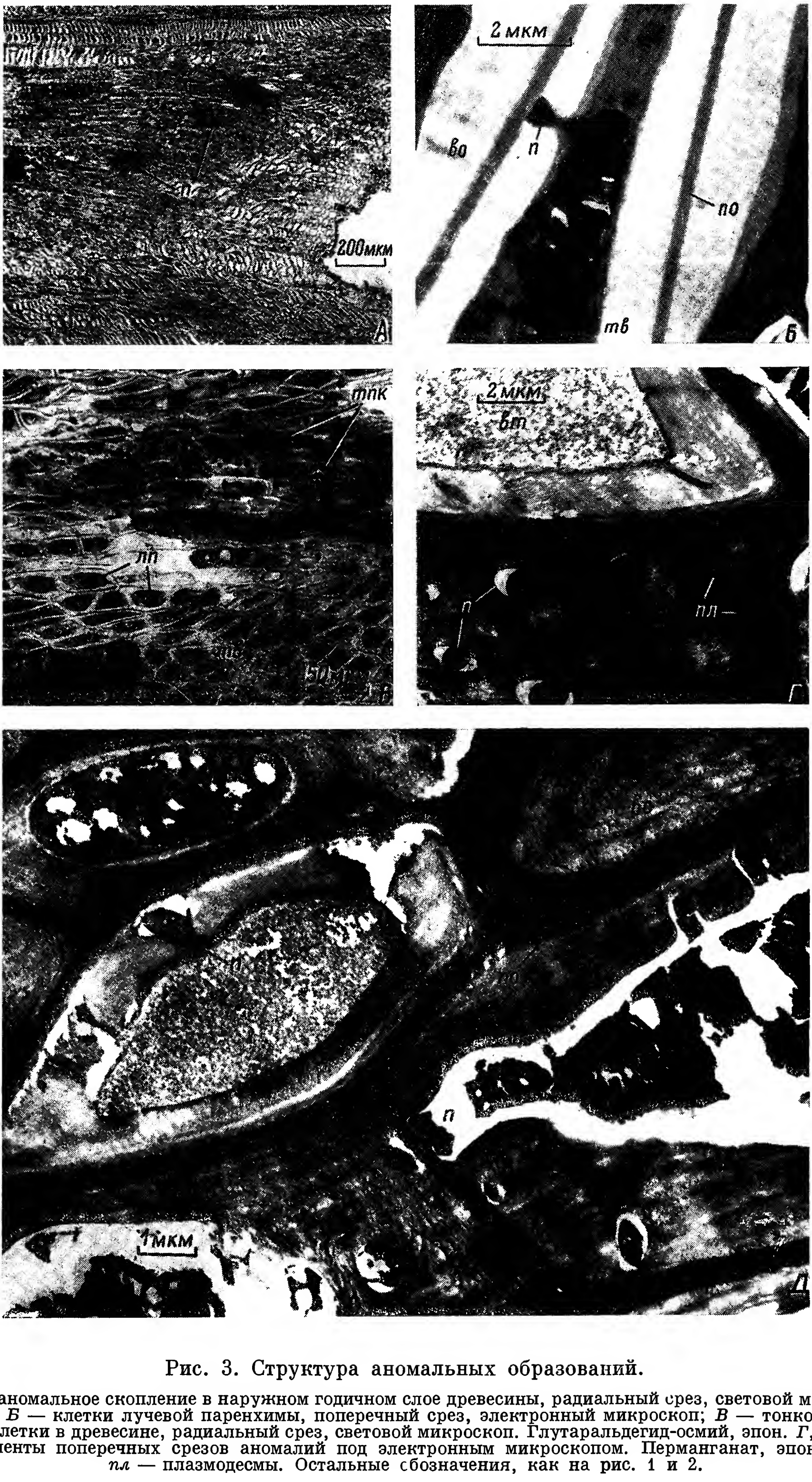


Рис. 3. Структура аномальных образований.

А — аномальное скопление в наружном годичном слое древесины, радиальный срез, световой микроскоп; *Б* — клетки лучевой паренхимы, поперечный срез, электронный микроскоп; *В* — тонкостенные клетки в древесине, радиальный срез, световой микроскоп. Глутаральдегид-осмий, эпон. *Г*, *Д* — фрагменты поперечных срезов аномалий под электронным микроскопом. Перманганат, эпон. *пл* — плазмодесмы. Остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

К стр. 808

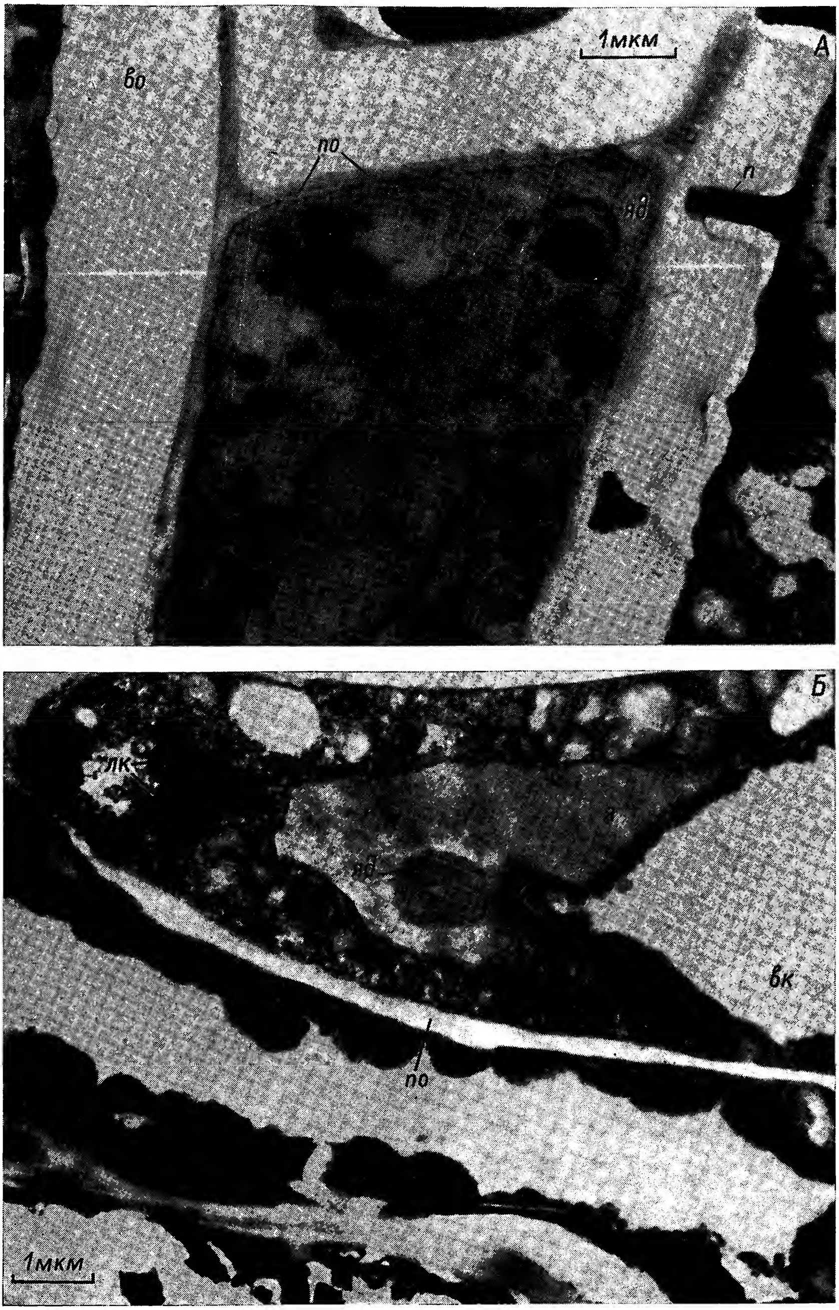
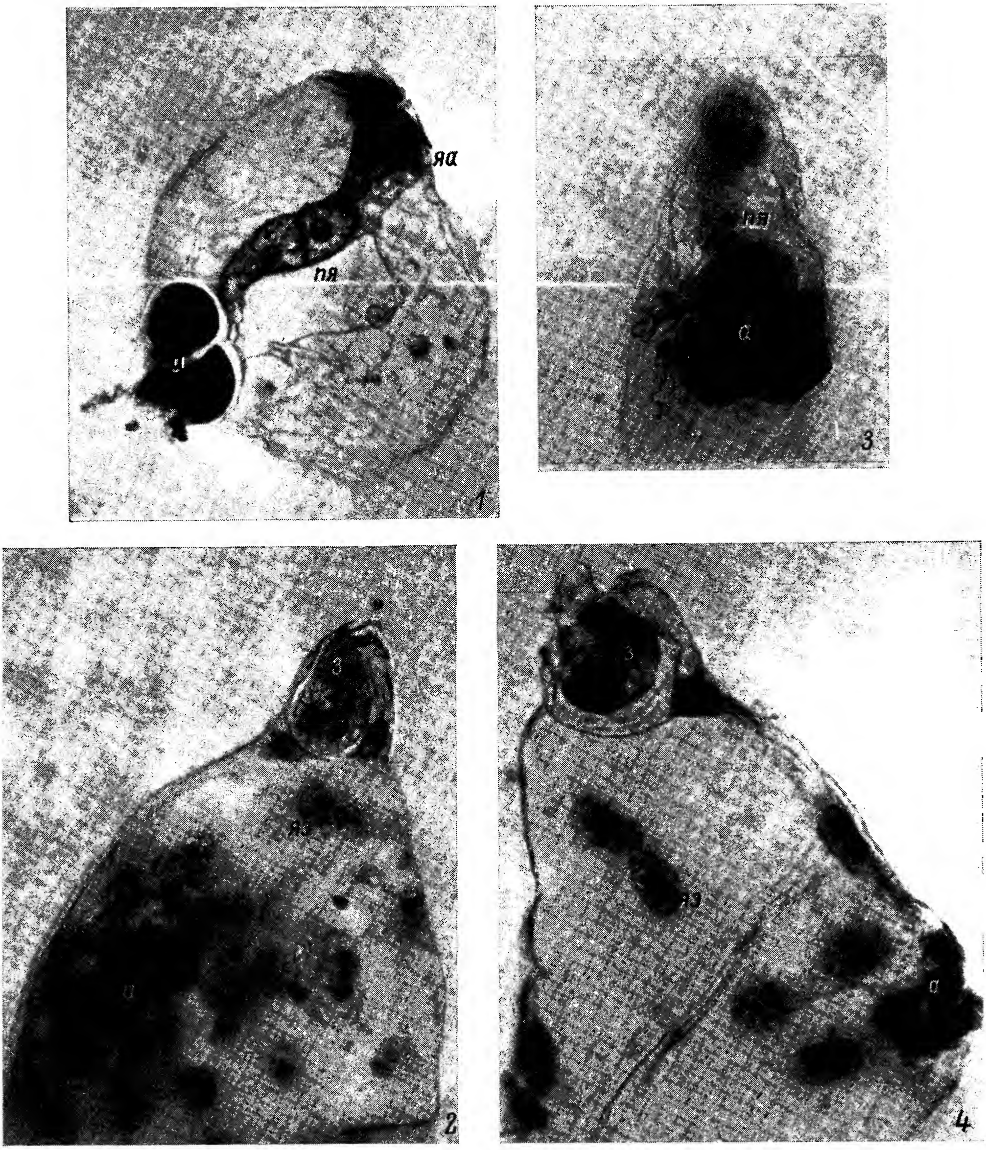


Рис. 4. Строение тонкостенных паренхимных клеток (электронный микроскоп).

А — паренхимная клетка без вторичной оболочки среди лучевых клеток аномалии, радиальный срез; *Б* — тонкостенные клетки, радиальный срез. Глутаральдегид—осмий, эпон. *вк* — вакуоль, *лк* — липидная капля, *пд* — пластида, *я* — ядро, *яд* — ядрышко. Остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

К ст. М. П. Солнцевой, В. П. Левковского, стр. 830



Выделенные зародышевые мешки.

1 — зрелый зародышевый мешок *Phippsia algida*, *2* — зародышевый мешок *Phippsia algida* с развивающимся зародышем и эндоспермом, *3* — зародышевый мешок *Poa arctica* во время деления ядра яйцеклетки, *4* — зародышевый мешок *Trisetum spicatum*.
а — антиподы, *пя* — полярные ядра, *яа* — яйцевой аппарат, *з* — зародыш, *яэ* — ядра эндосперма.

June, 1978

Vol. LXIII *№ 6*

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

A. G. Stephyrtza. Contribution to the Pontian flora of Moldavia 785

E. S. Teryokhin, G. M. Anisimova. About some peculiarities development of *Orobanche cumana* Wallr. (*Orobanchaceae*) 797

L. A. Barilskaya. Structural analysis of decorative wood of Karelian birch 805

V. F. Semikhov, O. A. Kalistratova, L. P. Arefjeva. Biochemical evolution of the tribe *Stipeae* (*Poaceae*) 812

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 827

M. P. Solntzeva, W. P. Levkovskii. The variant of preparing constant of Feulgen's stained slides of total embryo sacks isolated by plant tissue maceration. (827).

NEW TAXA 832

V. P. Botschantzev. New species of the genus *Salsola* L. from South and South-West Africa. 4. (832). — **S. S. Kharkevich, N. N. Tsvelev.** New species of dandelion (*Taraxacum* Wigg.) from the Northern part of Kamchatka district. (837).

REPORTS 844

H. A. Kukk. Bottom vegetation in the Southern coastal waters of the Gulf of Finland. (000). — **V. S. Skulkin.** Application of iterative procedure for classification of vegetation. (852). —**G. S. Rosenberg, L. M. Gareeva.** On the quantitative basing of admissible limits number of species reduction in classification using floristic criteria. (864). — **L. D. Nikiforova.** Subrecent spore-pollen spectra of the middle taiga of North-Eastern European part of the U.S.S.R. (868). — **M. N. Avramchik, V. M. Tagiltseva.** Life rhythm of Far Eastern wood species and shrubs. (885). — **D. D. Basargin.** The linear proportions of dorsal oil canal lengths of mericarps in Far Eastern and North American species of the genus *Heracleum* L. (896). — **V. V. Ponomarenko.** Flower structure of some wild growing species of the genus *Malus* Mill. (904).

PROTECTION OF THE WORLD OF PLANTS . . . .

V. N. Kononov, G. A. Shabanova. New and rare species of the flora of Moldavia and their protection. (908). — **N. T. Zamula, S. S. Kharkevich, L. N. Yegorova.** IV session of Far Eastern regional scientific council for the problem «Biological bases of rational usage, transformation and protection of the plant world» (May 30—June 3, 1977, Blagoveshchensk). (912). — **A. M. Semenova-Tyan-Shanskaya, M. S. Boch.** On the establishment of the section «Protection of the world of plants» in the Scientific council for the problem «Biological bases of rational usage, transformation and protection of the plant world». (917).

REVIEWS 920

V. N. Gutina. *P. A. Genkel.* Christofor Yakovlevich Gobi. (920). — **E. P. Matveyeva.** *V. V. Petrov.* The life of the green world. Textbook for students. (922). — **V. V. Sentemov.** *B. A. Vintergoller.* Rare plants of Kazakhstan. (924). — **G. S. Rosenberg.** *I. V. Karmanova.* Mathematical methods of studying growth and productivity of plants. (925).

CHRONICLE 928

G. E. Shoulz. Phytophenology at the XII International botanical congress. (928). — **O. L. Kuznetzov.** Symposium «Nature, dynamics and genetics of bog ridge-hollow complex» (Kirishy, Leningrad district, 13—16 IX, 1977). (933).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

А. Г. Штефырца. К познанию понтической флоры Молдавии 785

Э. С. Терехин, Г. М. Анисимова. О некоторых особенностях развития *Orobanche cumana* Wallr. (*Orobanchaceae*) 797

Л. А. Барильская. Структурный анализ узорчатой древесины карельской березы 805

В. Ф. Семихов, О. А. Калистратова, Л. П. Арефьева. О биохимической эволюции трибы *Stipeae* (*Poaceae*) 812

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 827

М. П. Солнцева, В. П. Левковский. Вариант приготовления постоянных окрашенных по Фёльгену препаратов целых зародышевых мешков растений, выделенных путем мацерации тканей. (827).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 832

В. П. Бочанцев. Новые виды рода *Salsola* L. из Южной и Юго-Западной Африки, 4. (832). — **С. С. Харкевич, Н. Н. Цвелев.** Новые виды одуванчика (*Taraxacum* Wigg.) из северной части Камчатской области. (837).

СООБЩЕНИЯ 844

Х. А. Кукк. Донная растительность прибрежных вод южного берега Финского залива. (844). — **В. С. Скулкин.** Применение итерационной процедуры при классификации растительности. (852). — **Г. С. Розенберг, Л. М. Гареева.** О количественном обосновании допустимых пределов редукции числа видов при классификации с использованием флористических критериев. (864). — **Л. Д. Никифорова.** Субрецентные спорово-пыльцевые спектры средней тайги северо-востока европейской части СССР. (868). — **М. Н. Аврамчик, В. М. Тагильцева.** Жизненный ритм некоторых дальневосточных древесных пород и кустарников. (885). — **Д. Д. Басаргин.** Линейные соотношения дорзальных масляных канальцев мерикарпиев у видов рода борщевик (*Heracleum* L.) Дальнего Востока и Северной Америки. (896). — **В. В. Пономаренко.** Строение цветка некоторых дикорастущих видов рода *Malus* Mill. (904).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 908

В. Н. Кононов, Г. А. Шабанова. Новые и редкие виды флоры Молдавии и их охрана. (908). — **Н. Т. Замула, С. С. Харкевич, Л. Н. Егорова.** IV сессия Дальневосточного регионального научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» (30 мая—3 июня 1977 г., Благовещенск). (912). — **А. М. Семенова-Тян-Шанская, М. С. Боч.** О создании Секции «Охрана растительного мира» в Научном совете по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». (917).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 920

В. Н. Гутина. *П. А. Генкель.* Христофор Яковлевич Гоби. (920). — **Е. П. Матвеева.** *В. В. Петров.* Из жизни зеленого мира. Пособие для учащихся. (922). — **В. В. Сентемов.** *Б. А. Винтерголлер.* Редкие растения Казахстана. (924). — **Г. С. Розенберг.** *И. В. Карманова.* Математические методы изучения роста и продуктивности растения. (925).

ХРОНИКА 928

Г. Э. Шульц. Фитофенология на XII Международном ботаническом конгрессе. (928). — **О. Л. Кузнецов.** Симпозиум «Природа, динамика и генезис грядово-мочажинного комплекса» (Кириши Ленинградской обл., 13—16 IX 1977). (933).

Ботанический журнал, 1978, т. 63, 6, 785—936